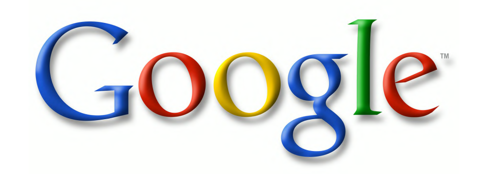
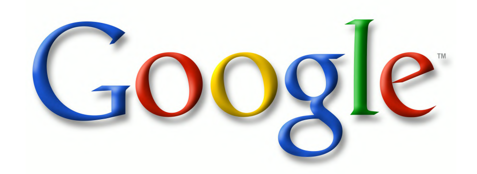
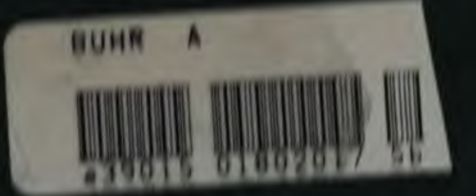
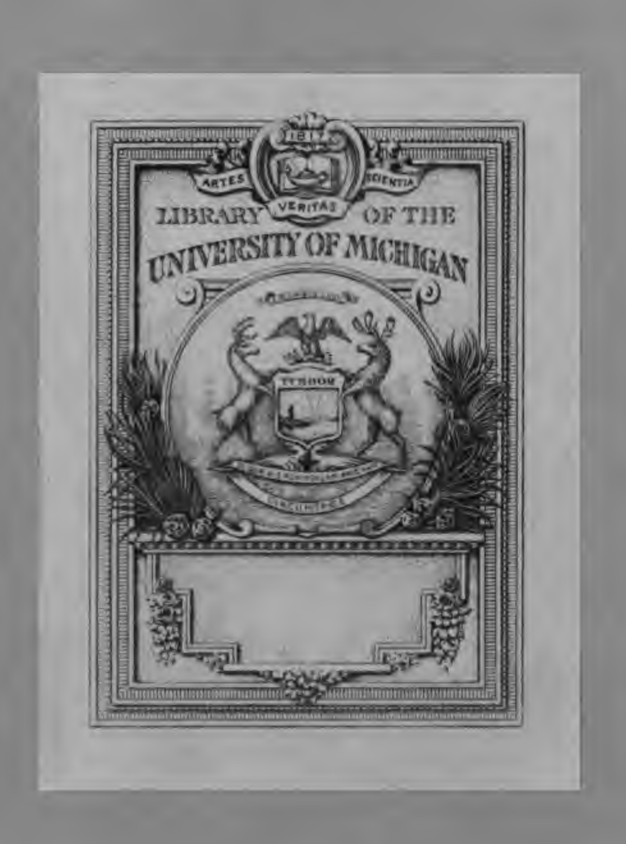







1817
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR







Äussere Einflüsse

als

Entwicklungsreize.

Äussere Einflüsse

als

Entwicklungsreize.

Von

August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.

Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1894.

Vorwort.

Der vorliegende Aufsatz verdankt seine Entstehung der Aufforderung der Universität Oxford, die seit einigen Jahren durch Stiftung begründete „Romanes-Lecture“ für dieses Mal zu halten. Ich habe dieser Aufforderung um so lieber entsprochen, als sie mir Gelegenheit bot, meine Auffassung gewisser biologischer Erscheinungen näher zu begründen, welche gerade von hervorragender englischer Seite, nämlich durch Herbert Spencer, wiederholt und hartnäckig bekämpft worden war. Ich stütze mich dabei nicht nur auf die schon bekannten, sondern auch auf eine Reihe neuer Thatsachen, welche sich mir aus Versuchen ergeben haben, die zwar schon früher angestellt, bisher aber weder veröffentlicht, noch auch sonst verwerthet worden waren. Ich hoffe, sie später ausführlich mittheilen zu können; für die Beurtheilung ihres beweisenden Werthes dürfte genügen, was hier gesagt werden konnte.

Den Titel meiner Schrift hätte ich gern etwas enger eingeschränkt, es gelang mir aber nicht, ohne ihn zugleich

allzu schwerfällig zu machen. Nicht die ganze grosse F
von der Rolle, welche die äusseren Einflüsse als Reize
der Umgestaltung der lebenden Substanz spielen, soll
zur Sprache kommen, sondern nur ein Theil von ihr:
Verwendung des Reizes als Auslösung v
schiedener Entwickelungsanlagen. Um diese
der Wirkung äusserer Einflüsse in ihrer Bedeutung her
treten zu lassen, musste allerdings nach manchen Richtu
hin etwas weiter ausgegriffen werden.

Während der Correctur erhielt ich durch die Güte
Herrn Verlegers eine soeben erscheinende Schrift
Oscar Hertwig, „Präformation oder Epigenese?", .
1894. Der Verfasser wendet sich darin gegen meine
formistische Vererbungstheorie, indem er geltend m
dass ich allzuviel auf vorgebildete Anlagen des Keimes
zöge und den bedeutsamen Einfluss der äusseren Bedingu
übersehe. Es ist hier nicht der Ort, auf die alte und
gehende Streifrage nach den Ursachen der Entwicke
einzugehen, doch dürfte mein Gegner aus der vorliege
Schrift die Ueberzeugung gewinnen, dass auch ich für
Einfluss der äusseren Bedingungen nicht ganz blind
Wenn er sich im Speciellen im Anschluss an Spen
auf die staatenbildenden Insecten beruft, so wird ihm di
Vortrag weiterhin zeigen, dass die Spencer'sche
trachtungsweise bei den Thatsachen keine Bestätigung fi
und ich hätte in dieser Beziehung meinen Ausführun
wie sie bereits im Drucke begriffen sind, kein Wort hi
zusetzen. Da er indessen eines der Spencer'schen A
mente in Bezug auf die Arbeiterinnen der Ameisen als
sonders schlagend sich aneignet, welches ich Spe
gegenüber unbeantwortet gelassen hatte, weil es mi

wie so manche Wendung dieses vielgewandten Fechters — mehr auf das grosse Publikum berechnet zu sein schien, so habe ich den fünfzehn „Zusätzen", welche dem Texte des Vortrags folgen, noch einen letzten sechzehnten beigegeben, der meine Antwort darauf enthält.

Ich kann dieses Vorwort nicht schliessen, ohne ein Wort der Trauer hinzuzufügen über den plötzlichen und frühen Tod des Stifters der „Romanes-Vorträge". Nachdem George John Romanes noch am 2. Mai diesem Vortrag persönlich beigewohnt hatte, starb er ganz plötzlich am 23. Mai, 46 Jahre alt. Nach dem bedenklichen Zustand seiner Gesundheit in den letzten Jahren musste man allerdings fürchten, dass ihm ein langes Leben nicht beschieden sein würde, doch hat wohl Niemand sein Ende so nahe geglaubt.

Er starb zu früh für die Wissenschaft, der er noch Vieles hätte leisten können. Immerhin wird man sagen dürfen, dass wohl Wenige die Lebenszeit, die ihnen vom Schicksal gegönnt war, besser ausgenutzt haben, wie er. Unermüdlich war er an der Arbeit, und seine feine Beobachtungsgabe, sein scharfer, kritischer Verstand und eine grosse Leichtigkeit der Production liessen ihn eine ganze Reihe werthvoller Werke hervorbringen. Noch im letzten Monat seines Lebens hat er sich bemüht, zur Klärung einer Frage beizutragen, welche er selbst schon vor geraumer Zeit — gewissermaassen vorahnend — zum ersten Mal gestellt hatte, und welche er jetzt mit steigendem Interesse verfolgte, seitdem sie in den Vordergrund biologischer Forschung getreten war. So hat seine rastlose Thätigkeit erst mit seinem Leben geendet, und man kann von ihm das Beste sagen, was man von einem hervorragenden Mann



sagen kann: er hat die Gaben, mit welchen die Natur ihn ausrüstete, voll und ganz zur Entfaltung gebracht.

Freiburg i. Br., 12. Juni 1894.

August Weismann.

s ist mir immer als eine merkwürdige Idee erschienen, wenn Nägeli sich vorstellte, die Organismenwelt unserer Erde habe sich durch in ihr selbst gelegene innere Triebkräfte entwickelt, und die äufseren Einflüsse hätten dabei nur in untergeordneter und nebensächlicher Weise mitgewirkt, verbessernd und modificirend, aber nicht bestimmend. Meinte dieser scharfsinnige Naturforscher doch geradezu, der Gang der Entwicklung würde im Grossen und Ganzen nahezu ebenso ausgefallen sein, wie er es thatsächlich ist, wären auch die Lebensbedingungen von den ältesten Zeiten her sich stets gleich geblieben.

Ich erwähne diese Ansicht nicht, um sie zu bekämpfen; ich habe das vor geraumer Zeit schon gethan, und es wird heute nicht viele Naturforscher mehr geben, die ihr zustimmen. Sie ist gewissermassen ein letzter Versuch gewesen, noch einen Rest der verlassenen Schöpfungshypothese zu retten, indem man eine treibende Kraft in die Organismen hineinlegte, anstatt ihre Entwicklung aus dem Ineinanderspiel der äusseren und inneren Kräfte abzuleiten, aus der Einwirkung der Aussenwelt auf den Organismus.

Es ist schwer, nicht an die Führung der äusseren Einflüsse zu glauben, wenn man sieht, wie die ganzen Lebens-

äusserungen der Thiere und Pflanzen in letzter Instanz immer Reactionen auf äussere Einflüsse sind, wie Thier und Pflanze Maschinen vergleichbar sind, derart gebaut, dass sie auf die Reize der Aussenwelt hin aufs Zweckmässigste für ihre Selbsterhaltung arbeiten müssen. Da sie doch einmal geworden sind, wie sollten sie anders zu einem so wunderbaren Grad der Anpassung an diese Reize gekommen sein, wenn diese nicht selbst dabei in irgend einer Weise mitgespielt hätten? Da aber jede Lebensäusserung eine Reaction auf Reize ist, so bleibt für eine Entwicklungskraft kaum noch Etwas zu thun übrig.

Wenn wir aber auch heute wohl berechtigt sind, eine Entwicklung aus rein inneren Ursachen abzulehnen, so kann doch keineswegs behauptet werden, dass wir über die Art und Weise, wie die äusseren Einflüsse die Organismen gestalten und umgestalten, schon zu voller Sicherheit gelangt wären. Entgegengesetzte Ansichten bekämpfen sich noch, und in wichtigen Punkten herrscht die Unklarheit.

Ich möchte heute Ihre Aufmerksamkeit auf einen solchen Punkt richten.

Es wird oft ohne viele Prüfung angenommen, diese oder jene Veränderung an einem lebenden Wesen sei die directe Folge einer äusseren Einwirkung; der Ausspruch scheint auch richtig, insofern die betreffende Veränderung wirklich in Causalnexus mit einer bestimmten äusseren Einwirkung steht, und dennoch liegt der Annahme eine völlig unrichtige Meinung über den Zusammenhang der Erscheinungen zu Grunde. Für viele Fälle wird man das ohne Weiteres zugeben. Wenn z. B. Jemand behaupten wollte, dass die Kälte die wirkliche Ursache des Winterschlafes der Murmelthiere sei, so wäre das eine sehr unvollständige Erkenntniss, denn nicht

die Kälte, sondern die eigenthümliche Organisation des Murmelthieres bedingt die Reaction des Winterschlafes, und die Kälte ist nicht im Stande, einen Hund oder einen Vogel in Winterschlaf zu versetzen. Es liegt also hier eine specielle Anpassung des Organismus des Murmelthieres an einen Reiz, die Kälte, vor, der dasselbe in regelmässigen Perioden trifft, und dessen sonst verderblicher Wirkung der Organismus sich auf diese Weise entzieht. Wir können die feinsten „molekülaren" Veränderungen im Nervensystem, auf welchen die Fähigkeit zum Winterschlaf beruhen wird, nicht mit dem Mikroskop nachweisen, aber irgend eine Anpassung der Art muss da sein, und sie kann unmöglich als eine directe Wirkung der Kälte angesehen werden, sondern im Gegentheil als eine Einrichtung zur Begegnung der Kälte, deren Entstehung nur auf Selectionsprocesse bezogen werden kann. Aehnlich verhält es sich in tausend anderen Fällen.

Wenn die Mimosa pudica ihre Blätter auf Berührung neigt und zusammenklappt, so spielt die Berührung dabei nur die Rolle des auslösenden Reizes; die eigentliche Ursache aber der Bewegung liegt im eigenthümlichen Bau der Pflanze. Wir vermögen auch — besonders seit den Beobachtungen von Stahl und Haberlandt — deutlich den Nutzen zu erkennen, der den zarten Blättern aus ihrer Reizempfindlichkeit erwächst, indem sie der Wucht der fallenden Tropfen eines tropischen Regengusses dadurch einigermassen ausweichen können, dass sie denselben nur die Kante ihrer Blättchen darbieten[1]).

Aber die moderne Pflanzen-Physiologie hat den Beweis erbracht, dass auch viel allgemeinere Erscheinungen des

---

[1]) Siehe: Zusatz 1.

Pflanzenlebens auf Anpassung beruhen müssen, und nicht nur einfach eine Folge der allgemeinen Pflanzennatur sind. Ich bekenne gern, dass es mich jedesmal in bewunderndes Erstaunen versetzt, wenn ich sehe, bis zu welchem Grade der Sicherheit und Klarheit die Analyse der Reactionen des Pflanzenkörpers auf äussere Reize heute gediehen ist. Die Wirkung der Schwere bestimmt die Wurzel, senkrecht nach abwärts, den Stamm aber „senkrecht nach oben zu wachsen". Diese „geotropische" Empfindlichkeit der Pflanze ist eine so feine, dass selbst auf dem schwankenden Boden horizontal im Wasser flottirender Triebe der Utricularia der Blüthenschaft 4—5 Centimeter hoch genau senkrecht emporwächst, so genau, dass er gerade stehen bleibt und seine Blumen zur Entfaltung bringt, während er doch umstürzen und ins Wasser fallen müsste, wenn er auch nur Weniges nach einer Seite überneigte.

Und wie überaus wichtige Folgen hat die Empfindlichkeit der Pflanze gegen die Einwirkung des Lichtes. Wie unendlich fein abgestuft ist die Reactionsweise der Pflanzentheile in dieser Hinsicht, und wie genau angepasst den Bedürfnissen der Pflanze. Gerade beim Licht könnte ein oberflächlicher Beobachter meinen, man habe es hier nicht mit Anpassungen zu thun, sondern mit einer Grundeigenschaft der Pflanze, und das wäre auch insoweit richtig, als Pflanzen ohne alle Reizbarkeit für Licht wohl nicht denkbar sind[1]). Aber die Art und Weise, wie eine Pflanze, oder ein Pflanzentheil auf Licht reagirt, ist bekanntlich ungemein verschieden, und diese Modificationen der Lichtempfindlichkeit beruhen auf Verschiedenheiten des feinsten „molekülaren" Baues der Pflanze; wenigstens ist man nicht

[1]) Siehe: Zusatz 2.

im Stande gewesen, ihren Grund in den gröberen, direct wahrnehmbaren Bauverhältnissen der Zellenzusammenfügung zu erkennen. Wenn die Sprosse der meisten Pflanzen zwar sich dem Lichte zukrümmen oder positiv heliotropisch sind, andere aber, wie die Klettersprosse des Epheus und des Kürbis, vom Lichte wegstreben, negativ heliotropisch sind, so kann diese Verschiedenheit nur auf Verschiedenheiten der Pflanzensubstanz beruhen, und da dieselben zugleich höchst zweckmässig sind, indem sie in einem Falle die Pflanze in den Stand setzen, das Licht möglichst auszunutzen, im anderen Falle aber, zu klettern, so können wir sie nur als Anpassungen bezeichnen und haben wieder keine andere Erklärung für ihr Zustandekommen, als Selection.

In allen diesen Fällen handelt es sich um ererbte Structuren des Organismus und Einrichtungen, die unter den gewöhnlichen Lebens- und Wachsthumsbedingungen der Pflanze immer in derselben Weise zur Entwicklung gelangen, und die ihrerseits dann es bedingen, dass die Pflanze auf äussere Reize in richtiger, d. h. zweckmässiger Weise antwortet.

Ganz Aehnliches spielt auch im Organismus der Thiere eine bedeutsame Rolle. Der Anatom Hermann Meyer hat wohl zuerst auf jene bis ins Kleinste gehende Zweckmässigkeit der thierischen Gewebe aufmerksam gemacht, wie sie am auffallendsten in der Architektur der schwammigen Substanz der Röhrenknochen bei den höheren Wirbelthieren uns entgegentritt. Die Spongiosa der Knochen ist nach dem technischen Princip der Gewölbestructur gebildet, indem sie sich aus zahlreichen feinen Knochenbälkchen zusammensetzt, die alle in der Richtung des stärksten Druckes und Zuges liegen, also so angeordnet sind, wie es geschehen musste, wenn die höchste Festigkeit

bei dem geringsten Materialverbrauch erreicht werden sollte. Nun ist aber die Richtung, Stellung und Stärke dieser Knochenbälkchen nicht etwa schon im Voraus bestimmt und angeboren, sondern sie richtet sich nach den Umständen. Wird der Knochen gebrochen und heilt schief wieder zusammen, so ordnen sich die Spongiosabälkchen in neuer Weise an, und zwar wieder so, dass sie in die nun veränderte Richtung des stärksten Druckes und Zuges zu liegen kommen. Sie vermögen sich also den neuen Verhältnissen anzupassen.

Ein ursächliches Verständniss dieser wunderbaren feinsten Anpassungen verdanken wir erst Wilhelm Roux[1]). Er erklärte das Zustandekommen derselben durch Uebertragung des Princips der Selection auf die Theile des Organismus. Wie zwischen den Individuen einer Art ein Kampf um das Ueberleben stattfindet, aus welchem der Bestangepasste als Sieger hervorgeht, so kämpfen auch die kleinsten Lebenstheilchen miteinander, und wem es am besten gelingt, Nahrung und Raum sich zu sichern, der wächst und vermehrt sich am schnellsten und verdrängt so die minder gut Ausgerüsteten. In dieser Weise müssen Selectionsprocesse innerhalb des Organismus an jeder Kategorie von Einheiten sich abspielen, an den kleinsten Lebenstheilchen sowohl (den Biophoren), als an Zellen und an Geweben. Ueberall kämpfen gleichwerthige Theile miteinander, und überall siegen die besten. Man könnte diese Vorgänge als „Intra-Individual-Selection“ oder kurz als „Intraselection“ bezeichnen.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, Ihnen den ganzen

[1]) Wilhelm Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus“. Leipzig 1881.

Gedankengang von Roux ausführlich darzulegen, ich darf ihn vielmehr als bekannt annehmen: aber Eines möchte ich doch nicht unerwähnt lassen, worin nämlich nach Roux die Ueberlegenheit des einen Theilchens über das andere und damit die Möglichkeit eines Kampfes beruht. Es ist die schwächere oder stärkere Reaction auf einen bestimmten Reiz und die Thatsache, dass der functionelle Reiz ein Organ kräftigt. Wie die Contraction den Muskel kräftigt, so wird auch jedes andere histologische Element durch den specifischen Reiz, auf welchen es eingerichtet ist, stärker ernährt. Die verschiedene Empfänglichkeit für specifische Reize vertritt also hier die Stelle der verschiedenartigen Vorzüge, welche beim Kampf der Individuen den Sieg verleihen können. Wo immer im Organismus ein bestimmter Reiz einwirkt, da müssen sich gerade diejenigen Elemente vermehren, welche von diesem Reiz am stärksten getroffen und in Thätigkeit gesetzt werden. Elemente also, welche durch Zug und Druck zum Wachsthum und zur Vermehrung angeregt werden, müssen sich an den Stellen anhäufen und in den Richtungen anordnen, in welchen Zug und Druck auf sie am stärksten einwirken. So erklärt sich die Spongiosastructur der Knochen und die vielfachen Kreuzungen der Bindegewebszüge in der Delphinflosse, so auch die wunderbar zweckmässige Gestalt und Richtung der Blutgefässäste; so erklären sich überhaupt alle die einzelsten und feinsten Zweckmässigkeiten der Gewebe bei höheren Thieren, insofern sie alle die Fähigkeit haben, sich den Umständen, welche gerade im Organismus abwalten, anzupassen [1]).

Roux ging allerdings noch weiter. Er meinte, dass

---

[1]) Siehe: Zusatz 4.

diese histologischen Structuren überhaupt und ausschliesslich auf Intraselection beruhten, dass sie durch sie allein und nicht durch Personenselection entstanden seien, und darin, glaube ich, war er im Irrthum. Es klingt freilich sehr bestechend, wenn er fragt, wie sollten solche kleine Zweckmässigkeiten wie die Spongiosastructur durch den Kampf der Personen, durch gewöhnliche Naturzüchtung entstanden sein? Gesetzt, es träten auch einmal hier oder da in einem Knochen durch spontane Variation einige Spongiosabälkchen auf, wie sollten sie ihrem Träger irgend eine Ueberlegenheit im Kampf ums Dasein verleihen, wo doch erst Hunderte und Tausende von ihnen den Knochen zweckmässiger machen? Ich möchte aber dagegen fragen, ob es nicht denkbar sein sollte, dass die Grundlage eines durch viele Körpertheile verbreiteten Gewebes gleichzeitig und gleichmässig vom Keim aus durch Personalselection verbessert würde? Sollten die Federn der Vögel, die Haare der Säugethiere einzeln gezüchtet worden sein, da doch Intraselection sie unmöglich geschaffen haben kann?

Dieser Irrthum in der genialen Conception Roux's hängt auf's Genaueste mit einer Frage zusammen, deren Bedeutung erst jetzt der Wissenschaft zu vollem Bewusstsein gekommen ist, mit der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Zur Zeit, als Roux mit den hier kurz skizzirten Gedanken hervortrat (1881), war man von dieser Erkenntniss noch weit entfernt. Wenn auch Einzelne gelegentlich einen Zweifel daran aussprachen, ob eine derartige Vererbung auch wirklich stattfinde, so hatte man doch den Gedanken nicht weiter verfolgt und war sich nicht bewusst, eine wie tief greifende Umgestaltung alle unsere Vorstellungen über die Entwicklung der

Arten erleiden mussten, wenn es sich herausstellte, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften nicht stattfindet. So wird man Roux keinen Vorwurf daraus machen wollen, dass auch er eine solche Vererbung für möglich hielt und sich vorstellte, dass die histologischen Anpassungen durch Intraselection allein geschaffen werden könnten, indem sich die durch Uebung eines Gewebes im Einzelleben entstandene zweckmässige Structur auf die folgende Generation vererbe und dann in dieser und den folgenden steigere bis zu möglichst hoher Vollkommenheit. Er legte gerade auf diesen Punkt besonderen Nachdruck, weil er mit Recht sich vorstellte, dass so fein ausgearbeitete Anpassungen nicht mit einem Male entstanden sein könnten, vielmehr nur im Laufe der Generationen, und weil er keinen anderen Weg sah, auf dem dies geschehen könnte, als den der Vererbung der im Einzelleben durch Intraselection errungenen Anpassungsstufen.

Es gibt aber doch noch einen anderen Weg, und wenn ich nicht sehr irre, wird auch Roux diesen heute für den richtigen halten. Nicht die einzelnen zweckmässigen Structuren werden vererbt, sondern die Qualität des Materials, der Bausteine, aus welchen Intraselection sie in jedem Einzelleben neu wieder aufbaut. Eigenschaften von Biophoren, von Zellen sind es, welche vererbt werden und welche sich im Laufe der Generationen immer günstiger und zweckmässiger gestalten können, wenn sie der Naturzüchtung unterliegen. So steigerte sich im Laufe der Generationen die Reizempfindlichkeit für Zug und Druck bei gewissen Zellen der Knochenanlage, und diese bildete dann in jedem Einzelleben die Grundlage für die Processe

der Intraselection. Nicht die einzelnen Spongiosabälkchen vererbten sich, wohl aber eine Zellenmasse, welche vom Keim her auf Zug und Druck so reagirt, dass die Spongiosastructur zu Stande kommen muss. Es ist ganz ähnlich, wie bei der Pflanze, deren geotropische Reizempfindlichkeit die Wurzel zwingt, nach abwärts zu wachsen, den Spross aber nach aufwärts und die Aeste schräg seitwärts; die Reizempfindlichkeit, der positive oder negative Geotropismus ist ererbt und beruht auf Keimesanlage; die specielle Richtung aber, welche der wachsende Theil einschlägt, wird durch die wechselnden Bedingungen des Einzellebens gegeben; sie wird in jedem Einzelleben neu erworben und kann nicht vererbt werden. Die grosse Bedeutung der Intraselection beruht nicht darauf, dass sie direct vererbbare Bildungen schaffte — dazu ist sie ausser Stande — vielmehr darin, dass sie die durch Personenselection hervorgerufenen Keimesanlagen den wechselnden Bedingungen gegenüber zweckmässig zur Entfaltung bringt. Intraselection bewirkt die Specialanpassung der Gewebe an die speciellen Entwicklungsbedingungen des einzelnen Individuums. Wenn ein Baum nach einer Seite dicht von anderen Bäumen umdrängt und vom Lichte abgeschnitten wird, so bleibt er hier im Wachsthum zurück und entfaltet sich um so üppiger nach der anderen, freien Seite hin; die ererbte, sogenannte „moleküläre“ Beschaffenheit seiner Sprosse, die wir als positiven Heliotropismus bezeichnen, zwingt ihn dazu; und wenn ein gebrochener Knochen falsch verheilt, so stellen sich die Bälkchen seiner Spongiosa wieder in die Richtung des stärksten Drucks und Zugs — die ererbte „moleküläre“ Reizempfindlichkeit der bindegewebigen Grundlage des

Knochens zwingt sie dazu. Man kann sagen, Intraselection bewirkt die Anpassung des Individuums an seine zufälligen Entwicklungsbedingungen, die Anpassung seiner ererbten Anlagen an die gerade eintretenden Umstände. Diese Anlagen selbst aber können nicht — wie Roux es vor vierzehn Jahren glaubte — durch Intraselection geschaffen werden, sondern nur durch Personalselection. Die Bedeutung des „Kampfes der Theile" scheint mir aber durch diese Erkenntniss nicht vermindert zu werden; er bleibt auch jetzt noch von der allergrössten Bedeutung, denn ohne ihn würde kein zusammengesetzter Organismus bestehen können. Existirte Intraselection nicht, so würden zwar alle die feinsten histologischen Anpassungen auch haben entstehen können, nämlich durch Personalselection, aber ein lebensfähiger Organismus höherer Ordnung hätte dann überhaupt nicht werden können. Denn derselbe würde sich dann vom Ei her aufbauen, etwa wie ein Gebäude, zu dem sämmtliche Steine schon im Voraus behauen worden wären, ehe man weder den Platz kennt, auf dem es sich erheben soll, noch den Gebrauch, zu dem es dienen soll, noch die Umgebung, in die es zu stehen kommt. Eine solche in allen Einzelheiten genau vorherbestimmte Ontogenese würde so wenig zu einem lebensfähigen Organismus führen können, als — wie Roux sich treffend ausdrückt — „ein Feldherr den Sieg in der Schlacht gewinnen würde, der statt der allgemeinen Befehle an die Generäle über die Aufstellung und Verwendung der Truppen, von vornherein Specialbefehle bis herab zu den Thaten des Lieutenants oder des einzelnen Mannes geben wollte". Die Einflüsse, welche den sich aufbauenden Organismus treffen, sind niemals völlig

gleiche, und so muss er eine gewisse Freiheit besitzen, sich ihnen anzupassen.

Diese Einflüsse sind auch keineswegs blos äussere, sondern in ausgiebigem Maasse auch solche, die von einem Theil des Organismus auf den andern ausgeübt werden, von Zelle auf Zelle, von Gewebe auf Gewebe, von Organ auf Organ. Was Darwin als Correlation bezeichnete und mit Recht als einen wichtigen Factor der Entwicklung ansah, das ist, wenn ich nicht irre, zum grössten Theil eine Wirkung der Intraselection, und diese spielt dabei nicht nur in der Ontogenese, sondern auch in der Phylogenese eine bedeutsame Rolle, obwohl ihre Resultate nicht vererbt werden.

Bei dem oft schon benützten Beispiel einer Hirschart, deren Geweih aus irgend einem Grund in aufsteigender Entwicklung begriffen ist, wird der Kopf im Laufe der Generationen immer stärker belastet, und man hat nun gefragt, wie es denn möglich sei, dass diejenigen Körpertheile, welche dieses Gewicht zu tragen und zu bewegen haben, sich alle gleichzeitig und in Harmonie mit einander verändern könnten, falls diese Veränderungen durch Selectionsprocesse erfolgen müssten, und nicht durch Vererbung der Wirkungen von Gebrauch oder Nichtgebrauch. Diese von Herbert Spencer[1]) aufgeworfene Frage der Coadaptation erhält ihre Antwort durch den Vorgang der Intraselection. Es ist gar nicht nöthig, dass alle

---

[1]) Herbert Spencer, „Die Factoren der organischen Entwicklung“ in „Kosmos“, Jahrgang 1886, Bd. I, p. 241 u. 321 und:

Derselbe: „Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl“ in „Biolog. Centralblatt“, Bd. XIII, 1893, p. 696, 705 und 737.

diese Theile, der Schädel, die Muskeln und Bänder des Nackens, die Halswirbel, die Knochen der Vorderbeine u. s. w. alle gleichzeitig durch Keimesvariationen der Vergrösserung des Geweihes nachfolgen, denn einstweilen wird in jedem einzelnen Individuum die nöthige Anpassung durch Intraselection bewirkt, durch den Kampf der Theile unter Führung der trophischen Wirkung des functionellen Reizes.

Wohl vererbt sich die auf diese Weise erworbene Verstärkung der betreffenden Theile nicht, aber sie macht es möglich, dass die primäre Abänderung erhalten bleibt, dass die vortheilhafte Variation des grösseren Geweihes — eine solche einmal angenommen — nicht zum Untergang ihres Besitzers dadurch führt, dass seine übrigen Theile nicht nachfolgen können. Alle Theile des Organismus sind in einem gewissen Maasse veränderlich und bestimmbar durch das Maass und die Natur der Reize, die auf sie einwirken, und diese Fähigkeit, auf functionellen Reiz zweckmässig zu antworten, muss als das Mittel betrachtet werden, welches es ermöglicht, bei der phyletischen Umgestaltung einer Art die harmonische Zusammenpassung der Theile beizubehalten. Wenn Herbert Spencer meinte, dass in der Harmonie der zusammen und mit einander wirkenden Theile ein zwingender Grund läge für die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften, so hat er dabei übersehen, dass es ein nie rastendes Princip gibt, welches ununterbrochen im Begriff ist, die Theile, welche mit einander arbeiten, auch in Bezug auf ihre Grösse und Leistungsfähigkeit in Harmonie zu setzen: Intra[illegible]election.

Gewiss kann dieselbe [illegible]t jeden Grad der Disharmonie der [illegible] auch hier wird die

Anpassungsbreite ihre bestimmten Grenzen haben, und wir wissen ja, dass allzu anhaltende oder heftige Functionirung nicht mehr Stärkung des Organs bewirkt, sondern Schwächung. Da indessen auch die primären Veränderungen der phyletischen Umgestaltung — hier also diejenige des Geweihes — in kleinen Schritten erfolgt, soweit wir sehen, so würden die secundären Anpassungen in den meisten Fällen nachfolgen können. Es wird Zeit gewonnen, sodass im Laufe der Generationen durch stete Selection der am besten zusammenpassenden Keimesanlagen auch eine möglichst hohe Harmonie dieser selbst, und damit eine definitive, auf alle Theile sich beziehende Umwandlung der Art erzielt wird. Die Reductionstheilungen des Keimplasmas und die Mischung der elterlichen Keimplasma-Hälften bei der Befruchtung spielen dabei ohne Zweifel eine bedeutungsvolle und unentbehrliche Rolle, indem sie für die stete Anwesenheit einer Fülle verschiedenster Anlagencombinationen Sorge tragen.

Ich möchte übrigens glauben, dass eine vollkommene Harmonie der Anlagen des Keimes überhaupt niemals zu Stande kommt, in dem Sinne, dass die nachträgliche Anpassung der Theile während des Aufbaues des Organismus entbehrt werden könnte. Dies scheint mir so wenig möglich zu sein, als dass jemals eine absolute Vollkommenheit irgend eines Organs erreicht würde. Alle Anpassungen sind nur relativ vollkommen; das liegt, wie mir scheint, im Princip der Selection, welches sie nicht weiter steigern kann als so weit, dass es gerade ausreicht, um die Art lebensfähig zu erhalten. So wird auch die Harmonie der Anlagen, welche im Keimplasma zusammengeordnet sind, niemals grösser werden können, als eben nöthig ist, um

mit Hülfe der Intraselection ein genügend leistungsfähiges Individuum herzustellen.

Eine völlige Harmonie der Anlagen kann schon deshalb bei geschlechtlich erzeugten Individuen im Keimplasma nie vorhanden sein, weil dasselbe immer aus zwei individuell verschiedenen Hälften zusammengesetzt ist. Wenn wenigstens Diejenigen im Recht sind, welche mit Darwin, Galton, de Vries und mir eine präformistische Zusammensetzung der Keimsubstanz annehmen, eine Keimsubstanz, die aus Anlagen zusammengesetzt ist, so müssen ja bei jeder Befruchtung recht verschiedene Anlagen der entsprechenden Theile vom Vater und von der Mutter her im Keime zusammentreffen. Meistens sind die fertigen Theile der Eltern so verschieden, dass sie sich nicht abwechselnd an einander setzen liessen, ohne Monstra zu bilden, und somit könnten auch ihre Keimesanlagen sich nicht mit einander verbinden zum Aufbau eines harmonischen kindlichen Organismus, besässen sie nicht alle eine gewisse Variationsbreite und wären sie nicht dadurch befähigt, sich an einander anzupassen. So wenig wir auch noch in diese geheimnissvollen Vorgänge hineinsehen, so werden wir doch kaum irre gehen, wenn wir hier Verhältnisse zu Grunde liegend denken, welche unter den Begriff der Intraselection fallen. Der Kampf ungleich stärkerer, d. h. ungleich reizempfänglicher Theile muss es sein, der die Verschmelzung der elterlichen Anlagen zu Stande bringt und der es verhindert, dass Monstra zu Stande kommen, deren Theile nicht zu einander passen.

Intraselection ist offenbar auch das Mittel, welches es möglich macht, dass aus einem nur ungefähr zusammenstimmenden Gebäude von A[illegible] e es im Keimplasma

nach meiner Vorstellung beisammen liegt, dennoch ein harmonischer, lebensfähiger Organismus sich aufbauen kann. Die Voraussetzung aber ihrer ganzen Thätigkeit ist immer die specifische Reizempfindlichkeit der einzelnen Anlagen und Einheiten niederer und höherer Gruppen, und diese kann natürlich nur durch gewöhnliche Selection der Personen auf Grund von Keimesvariationen entstanden sein. Denn sie ist erblich, hier, wie bei den Pflanzen, deren geotropische, heliotropische, anisotropische, anisomorphische u. s. w. Reizbarkeit ihren ganzen Aufbau beherrscht[1]). Alle diese Reactionen des Organismus auf äussere Einflüsse sind also gewissermassen von langer Hand her vorbereitete, vorgesehene.

Damit soll nicht bestritten werden, dass der Organismus auch von Reizen getroffen werden kann, auf welche er nicht schon im Voraus eingerichtet ist. Es sind zahlreiche Beispiele bekannt, in welchen ungewohnte klimatische Einwirkungen Veränderungen an Thieren oder Pflanzen hervorgebracht haben. Wenn europäischen Hunden unter dem Einfluss der indischen Hitze die Haare ausfallen, so ist das gewiss ein Beweis dafür, dass ihr Organismus eben nicht auf Tropenhitze eingerichtet ist, und wenn ein kleiner rothgoldener Schmetterling, Polyommatus Phlaeas, einen schwarzen Anflug erhält, nachdem er sich in wärmeren Gegenden, z. B. in Süditalien, festgesetzt hat, so kann dies wohl ebenfalls nicht als eine Anpassung betrachtet werden, sondern, wie die schönen Experimente von Merrifield in Uebereinstimmung mit meinen eigenen lehren, muss es als eine

---

[1]) Siehe: Zusatz 3.

directe Wirkung der Wärme angesehen werden[1]). Man hat in diesem und in manchen ähnlichen Fällen keinen Grund zu der Annahme, dass diese Reactionsweise der Schmetterlings-Schuppen eine gewissermassen beabsichtigte sei, oder genauer gesprochen, dass die Schuppen-Determinanten schon im Voraus durch Naturzüchtung so eingerichtet worden wären, dass sie durch hohe Temperatur Schwarz erzeugen müssen.

In anderen, äusserlich ganz ähnlichen Fällen aber könnte es sich so verhalten, wenn es auch im Augenblick noch nicht möglich ist, darüber bestimmt zu urtheilen. Jedenfalls wird man sich hüten müssen, nicht ohne Weiteres Veränderungen, welche auf Temperatureinflüsse hin eintreten, immer schon für in diesem Sinne zufällige zu halten. Ich habe vor Jahren Versuche mit dem saisondimorphen sogenannten „Landkärtchen", Vanessa Levana-Prorsa, gemacht und konnte damals nachweisen, dass diese beiden in Färbung und Zeichnung sehr verschiedenen Formen ein und derselben Schmetterlingsart von der Einwirkung verschiedener Wärmemengen während der Puppenperiode abhängen; man kann durch niedere Temperatur die Sommergeneration in die Frühlingsform verwandeln. Es ist mir indessen damals schon zweifelhaft erschienen, ob eine so totale Umgestaltung der Farbe und Zeichnung, wie sie bei der Sommerform Prorsa eingetreten ist, wirklich nur auf der zufälligen Wirkung höherer Temperatur beruhen kann, und ich habe damals schon den Gedanken an Mimikry im Stillen gehegt, wenn auch als unwahrscheinlich einstweilen wieder verworfen. Nachdem wir aber jetzt durch die ver-

[1]) Siehe: Zusatz 5.

einten Bemühungen vieler vortrefflicher Beobachter — zuletzt noch Erich Haase's [1]) — die Erscheinung der Mimikry als eine viel allgemeinere und verbreitetere kennen gelernt haben, als man damals ahnen konnte, möchte ich bestimmter die Möglichkeit in's Auge fassen, dass die Sommerform Prorsa auf Nachahmung der Limenitis Sibylla beruhen könnte, welche mit Prorsa dieselben Flugplätze an lichten Waldstellen gemein hat, und welcher diese in der That auffallend ähnlich sieht. Einen förmlichen Beweis kann ich freilich dafür zur Stunde nicht führen, da ich nicht einmal sagen kann, ob etwa diese Limenitis Sibylla zu den immunen Arten zu rechnen ist. Ich verzichte auch hier auf Darlegung der Gründe, welche mich zu dieser Vermuthung drängen, und erwähne den ganzen Gedanken nur, um an einem Beispiel, sei es nun ächt oder blos fictiv, darzuthun, wie der Schein einer Umwandlung durch äusseren Einfluss entstehen könnte, während dieser Einfluss — hier also die Wärme — in Wahrheit doch nur die Rolle des auslösenden Reizes spielt, und die eigentliche Ursache in einer Abänderung der Keimesanlagen beruht, hervorgerufen durch Selectionsprocesse, hier durch Anpassung der Sommergeneration an eine mit ihr zugleich fliegende geschützte Art.

So wäre es auch durchaus nicht undenkbar, dass die Raupen einer Schmetterlingsart, welche zwei Generationen im Jahre hervorbringt, sich in Bezug auf Schutzfärbung an zwei verschiedene und alternirende

---

[1]) Dr. Erich Haase, „Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems“ der Papilioniden. Stuttgart 1893.

Nahrungspflanzen angepasst hätten, und auch in diesem Falle würde der periodische Wechsel der Färbung scheinbar auf dem directen Einfluss des Sommer- und Herbstklimas beruhen, in Wahrheit aber auf doppelter Keimesanlage, die durch irgend einen äusseren Reiz nur abwechselnd ausgelöst würde, sei dieser nun Wärme oder die Qualität des die junge Raupe treffenden Lichtes. Vielleicht stellen die Raupen des nordamerikanischen Falters Lycaena Pseudargiolus einen solchen Fall dar. Nach W. H. Edwards besitzt die Sommer- und Herbstbrut dieses Falters verschieden gefärbte Raupen; die ersteren sind weiss und gut geschützt auf den weissen Blüthenknospen ihrer Nährpflanze, Cimicifuga racemosa, die letzteren haben eine gelbgrüne oder olivengrüne Färbung und leben auf einer viel später blühenden Pflanze mit gelben Blumen, Actinomeris squarrosa. Ob auch die letztere Färbung als protectiv zu betrachten ist, wird nicht ausdrücklich gesagt, wie denn überhaupt der Fall erst speciell auf diesen Gesichtspunkt hin untersucht werden müsste, ehe man ihn mit Sicherheit als zeitliche Doppelanpassung betrachten darf[1]).

Zeitliche Doppel-Anpassungen kennen wir übrigens schon seit langer Zeit an vielen polaren Säugethieren und Vögeln, nur dass hier die verschiedene Färbung nicht auf zwei successive Generationen vertheilt ist, sondern an demselben Individuum nacheinander auftritt. Auch hier scheint wenigstens in manchen Fällen ein äusserer Reiz die Entscheidung darüber zu geben, ob das weisse Winterkleid oder das dunkle Sommerkleid auftreten soll, und zwar ist es auch hier die Temperatur der Umgebung,

[1]) Siehe: Zusatz 6.

welche als Reiz wirkt. Ein complicirter Nerven-Mechanismus muss bestehen, der, von der Kälte gereizt, seinerseits wieder die Gefässnerven der Haut so beeinflusst, dass sie gewisse Veränderungen in der Ernährung, dem Wachsthum und dem Gasgehalt der Haare hervorrufen. Einige wenige gute und sichere Beobachtungen beweisen dies, besonders der von Kapitän J. Ross vor mehr als fünfzig Jahren beobachtete Fall eines Lemmings von der Hudsons-Bai, der zuerst längere Zeit in der Wärme gehalten wurde und dabei sein dunkles Sommerkleid im Winter beibehielt, dieses aber innerhalb einer Woche mit dem weissen Winterkleid vertauschte, als er der Kälte ausgesetzt wurde [1]).

Während aber ein zeitlicher Anpassungs-Dimorphismus bei Insecten für jetzt nur vermuthet werden darf, wenn auch mit grosser Wahrscheinlichkeit, kennen wir eine andere Art von Doppelgestaltigkeit derselben sicher, bei welcher es sich ebenfalls um protektive Färbungen handelt, und bei welcher die Entscheidung darüber, welche Färbung ins Leben treten soll, von der Qualität des Lichtes gegeben wird, das von der Umgebung des Thieres ausstrahlt. Die schönen Versuche von Poulton an verschiedenen Raupen und Puppen beweisen dies. Die Raupen von Amphidasis Betularia, einem Spanner, nehmen die Färbung der Zweige an, auf welchen sie von Jugend auf sitzen, und man kann sie schwarz, braun, weiss oder hellgrün werden lassen,

---

[1]) Der Fall wird von Poulton in seinem Buch „The Colours of Animals“, London 1890, genau mitgetheilt. Dort ist auch die ganze, hier nur leicht berührte Frage nach den Ursachen des Winter- und Sommerkleids der arktischen Säugethiere und Vögel eingehend besprochen.

ganz unabhängig vom Futter, je nachdem man sie zwischen derart gefärbten Zweigen (oder auch Papier) aufzieht [1]). Ebenso werden die Puppen von Vanessa Urticae dunkelschwarzbraun, wenn sie sich auf dunkelm Grund verpuppen, nehmen dagegen eine lichte Färbung an, oder sogar einen starken Goldglanz, wenn sie sich auf lichtem Grunde befestigt haben. Auch in diesen Fällen kann nicht daran gedacht werden, dass etwa die Anlage zur Vielgestaltigkeit selbst direct durch das Licht entstanden wäre; als Anpassung kann sie vielmehr nur durch Selectionsprocesse hervorgerufen worden sein, aber eine jede der auf diesem Wege entstandenen doppelten Entwicklungsmöglichkeiten der Hautfärbung hat ihre besondere Reiz-Empfindlichkeit für gewisse Lichtarten erhalten und wird nur durch diese in Aktivität versetzt.

Dies leitet dann zu jenen Fällen hin, in welchen ein und dasselbe Individuum die Farbe in kurzer Zeit, beinahe momentan, wechseln kann, wie solches von vielen Fischen, Amphibien, Reptilien und Cephalopoden bekannt ist. — Auch hier wirkt der die Färbung bestimmende Lichtreiz nicht direct auf die die Farbe bedingenden Elemente der Haut selbst, sondern es ist ein complicirter Nervenapparat zwischen sie und den Theil eingeschaltet, welcher zunächst vom Licht erregt wird: die Nervenendigungen in der Haut oder im Auge. Werden im letzteren Falle die Lobi optici des Gehirns künstlich zerstört, dann hört die Fähigkeit des

---

[1]) E. B. Poulton, „Further experiments upon the colour-relation between certain lepidopterous larvae, pupae, cocoons, and imagines and their surroundings“. Trans. Ent. Soc. London 1892, pp. 326—360 und Plate XIV, Fig. 8—18, Plate XV, Fig. 4.

Farbenwechsels auf; derselbe beruht somit auf einem Reflex-Mechanismus, dessen Entstehung wiederum nicht auf irgend einer direkt wirkenden Ursache, sondern nur auf Selectionsprocesse bezogen werden kann. In diesem und ähnlichen Fällen ist die Zweigestaltigkeit nicht Folge einer zweifachen Keimesanlage, von der nur die eine oder die andere zur Entfaltung kommen kann, sondern beruht auf der verschiedenen Reizbarkeit der verschiebbaren histologischen Elemente, welche in kunstvoller Zusammenordnung die Haut bilden.

Viele Thatsachen weisen darauf hin, dass auch die Differenzirung des Geschlechts in einem gewissen Umfang von dem bisher festgehaltenen Gesichtspunkt aus betrachtet werden kann. Im Ei der höheren Thiere ist die Anlage zu den Charakteren beider Geschlechter enthalten, und in vielen Fällen wenigstens scheint es irgend ein Reiz zu sein, der die Entscheidung darüber giebt, welche Gruppe von ihnen zur Entfaltung gelangen soll, die männliche oder die weibliche. Leider können wir für jetzt nur in sehr wenigen Fällen diesen entscheidenden Reiz mit Sicherheit nachweisen, aber soviel möchte wenigstens feststehen, dass derselbe nicht überall der gleiche ist. Die bekannten Versuche Yung's mit Froschlarven deuten darauf hin, dass bei ihnen das Geschlecht durch die Intensität der Ernährung mit bestimmt wird, und ähnliche Erfahrungen sind von mehreren Forschern auch an Raupen gemacht worden, bei denen auch die Männchen in grösster Anzahl bei schwacher Ernährung auftraten. Versuche von Maupas dagegen lehren, dass bei Hydatina senta, einem Räderthier des süssen Wassers, die Entscheidung durch die Temperatur gegeben wird, und zwar interessanter Weise derart, dass über das Geschlecht der von einer Mutter hervor-



zubringenden Kinder entschieden wird, ehe dieselben auch nur im Keim angelegt sind[1]).

Für Bienen und Wespen haben seinerzeit Siebold und Leuckart gezeigt, dass befruchtete Eier sich zu Weibchen entwickeln, unbefruchtete zu Männchen. Wenn auch das „Wie“ dieser Einrichtung noch völlig dunkel ist, so leuchtet doch wenigstens ihre Nützlichkeit ein, indem die Königin des Stockes durch sie in den Stand gesetzt wird, nach Willkür und Bedürfniss männliche oder weibliche Nachkommen hervorzubringen. Soweit also verstehen wir, warum das Geschlecht hier von einem äusseren Reiz abhängig gemacht wurde. Hier wird wohl auch Niemand auf den Einfall kommen, den auslösenden Reiz für die bewirkende Ursache der Weiblichkeit oder Männlichkeit des Embryos zu halten, so wenig als man die Wärme, welche zur Entwicklung eines Taubeneies nothwendig ist für die Ursache ansieht, dass eine Taube und nicht eine Ente sich aus ihm entwickelt[2]).

Aber in anderen Fällen liegt das weniger auf der Hand, und der ausschlaggebende Reiz wird leicht für die causa efficiens der Bildung genommen.

Es sei mir gestattet, auf einen solchen Fall hier etwas genauer einzugehen, der mir von ganz besonderem Interesse zu sein scheint, und der trotz seiner allgemeinen Bekanntheit doch noch keineswegs ganz klargelegt ist. — Ich spreche von den Neutra oder Arbeiterinnen der staatenbildenden Insekten, der Bienen, Ameisen und Termiten. Bekanntlich nehmen diese Arbeiter nicht etwa

---

[1]) Siehe: Zusatz 7.
[2]) Siehe: Zusatz 8.

aus besonderen Eiern ihren Ursprung, sondern es ist für Bienen und Termiten nachgewiesen und auch für Ameisen sehr wahrscheinlich, dass überhaupt nur eine Art von Eiern existirt, aus welchen neben Männchen sowohl Königinnen als Arbeiterinnen hervorgehen können. Erstere entstehen, wenn weibliche Larven sehr reichlich und nahrhaft gefüttert werden, letztere, wenn sie weniger und minder nahrhaftes Futter erhalten. Die Unterschiede zwischen den beiden Kasten sind mannigfache, aber ich möchte fürs Erste nur eines dieser Merkmale ins Auge fassen: die Sterilität der Arbeiterinnen, ihre relative, unter Umständen auch ihre absolute Unfruchtbarkeit.

Fragen wir zunächst, wie ist diese Sterilität entstanden, so möchten wohl Viele sie für die directe Folge der minderwerthigen Ernährung der Larve halten. Diese Antwort ist auch schon öfters[1]) und erst in jüngster Zeit wieder von Herbert Spencer gegeben worden; ich kann sie aber in dem Sinne, in dem sie gemeint ist, nicht für richtig halten. Wohl ist es richtig, dass die Bienen es in der Hand haben, aus einer Larve eine Königin oder eine Arbeiterin werden zu lassen, je nachdem sie dieselbe füttern, wohl ist es auch richtig, dass alle Thiere ganz im Allgemeinen sich bei schlechter und knapper Nahrung nur schwach oder gar nicht fortpflanzen, dennoch aber ist die minderwerthige Nahrung nicht die causa efficiens der Sterilität der Bienen, sondern sie ist nur der auslösende Reiz, der

---

[1]) So z. B. von William Marshall in seinem hübschen Schriftchen „Leben und Treiben der Ameisen“, Leipzig 1889.

nicht nur die Bildung rudimentärer Eierstöcke hervorruft, sondern zugleich alle übrigen unterscheidenden Charaktere der Arbeiterinnen. Wer die minderwerthige Nahrung für die wirkliche Ursache hält, der begeht meines Erachtens einen doppelten Irrthum, indem er einmal den auslösenden Reiz mit der wirklichen Ursache verwechselt und zweitens das Rudimentärwerden eines Organs mit dessen bloss unvollständiger Entfaltung. Er übersieht, dass die Eierstöcke der Arbeiterinnen wirklich rudimentäre Organe sind, Organe, an denen ein grosser Theil der ihnen zukommenden wesentlichen Stücke geschwunden, und nur ein kleinerer noch erhalten ist. Die Bienen-Königin hat 180—200 Eiröhren in ihrem Eierstock, in deren jeder sie zahlreiche Eier zur Reife bringen kann; dementsprechend vermag sie im Laufe ihres Lebens eine ungeheure Zahl von Eiern zu legen, wohl über hunderttausend. Der Eierstock der Arbeiterin enthält nur zwei bis sechs Eiröhren, und durch noch so reichliche Nahrung können in ihr keine neuen Eiröhren mehr gebildet werden. Wohl legen auch die Arbeiterinnen gelegentlich Eier, und zwar wohl dann, wenn sie als Imagines ausnahmsweise noch reichliche Nahrung erhalten, aber auch in diesem Falle bleibt ihre Fruchtbarkeit eine geringe, weil eben in den wenigen vorhandenen Eiröhren nur wenige Eier gleichzeitig zu reifen Platz haben. Für gewöhnlich geschieht auch dies nicht, weil die Arbeiter-Bienen nicht mehr Nahrung zu sich nehmen, als eben grade für die Erhaltung ihres Körpers ausreicht, nicht aber soviel, wie nöthig wäre, um auch noch die winzigen Eikeime in ihren Eiröhren zu grossen, reifen Eiern heranwachsen zu lassen.

Man kann nun durch den Versuch erweisen,

dass schlechte Ernährung durchaus keine Verkümmerung der Eierstöcke bei den Insecten nach sich zieht.

Die Fliegen (Diptera) ähneln den Bienen biologisch in vieler Beziehung; sie entwickeln sich aus fusslosen Maden, welche sich mitten in der für sie passenden Nahrung befinden und fast unausgesetzt Nahrung aufnehmen; sie wachsen rasch heran, geben nach kurzer Puppenruhe das vollendete Insect und pflanzen sich dann bald und reichlich fort. Ich habe nun zahlreiche, von einem Weibchen der Schmeissfliege (Musca vomitoria) gelegte Eier in zwei Parthieen getrennt aufgezogen, und zwar die erste Abtheilung bei ununterbrochen reichlicher Ernährung, die andere bei möglichst kärglicher Fütterung. Diese wurde einfach dadurch bewerkstelligt, dass die Larven zeitweise aus dem Fleisch, in welches sie sich eingebohrt hatten, herausgenommen und dann eine Reihe von Stunden hindurch ohne Nahrung belassen wurden[1]). Diese Larven wuchsen langsam und blieben alle mehr oder weniger auffallend klein. Zeitlich wurde aber ihre Entwicklung nicht aufgehalten; sie verpuppten sich vielmehr gleichzeitig mit den normal gefütterten Larven, nur wenige um einen Tag später. Die Larvenperiode dauerte bei beiden neun bis zehn Tage, die Puppenperiode 28—29 Tage. Fast gleichzeitig schlüpften alle Zuchtthiere — mehrere Hunderte — aus der Puppe und wurden von da ab in grösseren luftigen Zwingern, der Sonne ausgesetzt, gehalten und reichlich mit Nahrung versehen.

Wenn nun die Fortpflanzungsorgane durch die schlechte Ernährung rudimentär geblieben wären, so hätte sich dies

---

[1]) Siehe: Zusatz 9 und 10.

dadurch zeigen müssen, dass die Hungerfliegen sich nicht oder schwach fortgepflanzt hätten. Allein dem war nicht so. Obgleich die Hungerfliegen alle kleiner als gewöhnliche Fliegen, viele sogar auffallend klein waren, also zweifellos weniger Stoff aufgenommen hatten, als die normal gefütterten Larven, so legten sie doch an demselben Tag, dem 6. Juni, zum ersten Mal eine Masse von Eiern ab, an welchem auch die letzteren mit der Eiablage begannen, und dabei hatte es nicht sein Bewenden, sondern die Eiablage wiederholte sich später noch oft. Um aber sicher zu sein, dass auch die kleinsten, also die am stärksten von der schlechten Ernährung betroffenen Thiere sich fortpflanzten, isolirte ich fünf der kleinsten Fliegen. Schon nach sieben Tagen hatten sie zwei grosse Packete Eier abgelegt, und dies wiederholte sich in den nächsten vierzehn Tagen noch vier Mal.

Es konnte also kein Zweifel darüber bestehen, dass trotz der geringen Stoffzufuhr während des Larvenlebens die Fortpflanzungsorgane, wenigstens die keimbereitenden Eierstöcke, völlig normal angelegt worden waren, so dass sie bei guter Ernährung während des Imago-Lebens eine vollkommen normale Fortpflanzung ergeben konnten.

Dass aber auch die Copulationsorgane und die männlichen Organe normal angelegt waren, stellte ich dadurch sicher, dass ich das Vorkommen parthenogenetischer Entwicklung bei dieser Art ausschloss. Ich isolirte eine Reihe einzelner Weibchen unmittelbar nach ihrem Ausschlüpfen aus der Puppe in kleineren Zwingern und fütterte sie reichlich. Auch sie legten nach einiger Zeit Eier ab, allein kein einziges derselben entwickelte sich zur Larve. Daraus folgt, dass die Eier von Musca vomitoria der Fähigkeit ent-

behren, sich auf parthenogenetischem Wege zu entwickeln, und *dass somit alle jene Eier der Hungerfliegen, von denen vorhin die Rede war, befruchtet waren.* Dieses aber ist nur möglich, wenn auch der gesammte männliche Fortpflanzungs-Apparat bei ihnen normal gewesen war. Der Versuch beweist dies noch sicherer, als es durch anatomische Untersuchung geschehen könnte, und damit ist der Beweis geliefert, dass kein Theil der Fortpflanzungs-Organe durch die beschränkte Stoffzufuhr während der Larvenperiode in irgend einem Grade verkümmert war.

Vergleicht man das Ergebniss dieser Versuche mit den bekannten Thatsachen bei den Bienen, so wird der Unterschied in dem Verhalten beider Organismen klar. Bei der Biene entsteht durch minderwerthige Ernährung eine starke Verkümmerung der Ovarien und verschiedener Nebenorgane der Fortpflanzung, bei den Fliegen bildet sich der gesammte Fortpflanzungs-Apparat gerade so vollständig aus bei schwacher Ernährung der Larven als bei vollwerthiger. Nicht einmal eine Verzögerung der Eireife tritt ein, wie daraus hervorgeht, dass die erste Eiablage der Zeit nach genau zusammenfiel mit derjenigen von Fliegen aus normal gefütterten Larven.

Man wird mir darauf antworten, Fliege und Biene seien eben zwei verschiedenartige Organismen, welche deshalb auch verschieden auf äussere Einflüsse reagirten. Dies ist sehr richtig, ist aber gerade das Zugeständniss, welches ich verlange; meine Versuche mit den Fliegen sollten nichts weiter beweisen, als diesen Satz, dass nicht jedes Insect, auch wenn es sonst mancherlei Aehnlichkeiten mit der Biene hat, auf minderwerthige Ernährung so reagirt, wie die Biene, *dass somit diese Reactionsweise eine*

Eigenthümlichkeit der Biene ist, eine Neuerwerbung, welche die Urinsecten noch nicht hatten. Dennoch kann ich der Auffassung eines so ausgezeichneten Ameisenkenners, wie C. Eméry es ist, nicht völlig beistimmen[1]), wenn er kürzlich diese Verkümmerung der Ovarien bei den Arbeiterinnen nur als die Folge einer erhöhten Empfindlichkeit „des Keimplasma's" für minderwerthige Ernährung hinstellte, ja sogar die ganze Erscheinung der Bildung von Neutra bei den Insecten für die Folge einer solchen veränderten Reactionsweise des Keimplasma's erklärte. In ganz allgemeinem Sinn kann man ja sagen, dass der Larvenorganismus eine eigenthümliche Reizempfindlichkeit in Bezug auf Ernährungsunterschiede erlangt habe, aber wenn damit gemeint ist, dass die Anlage des Ovariums leichter auf schwache Ernährung im Wachsthum und der Entwicklung zurückbleibe, als die Ovarien anderer Insecten, dann ist diese Annahme nicht ausreichend und auch überhaupt nicht richtig.

Sie reicht nicht aus zur Erklärung der Thatsachen, weil eben das Ovarium der Arbeiterin nicht bloss unausgebildet, sondern wirklich rudimentär ist. Es fehlt ihm die grösste Zahl der typischen Stücke, welche ihm von Rechtswegen zukämen. Wenn auch anzunehmen ist, dass die Zahl der Eiröhren sich im Ovarium der Königin noch vermehrt hat, seitdem die Kaste der Arbeiterinnen entstand, so kann doch darüber kein Zweifel sein, dass sie gleichzeitig bei den Arbeiterinnen bedeutend abgenommen hat.

---

[1]) C. Emery „Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen". Biolog. Centralblatt vom 15. Jan. 1894.

Das geht schon aus den Befunden hervor, welche Adlerz[1]) bei Ameisen erhalten hat, und nach welchen die Verminderung der Eiröhren bei verschiedenen Arten verschieden gross ist und von zwölf bis auf eine, ja bei Tetramorium Caespitum bis auf das gänzliche Fehlen derselben herabgeht. Der rudimentäre Zustand der Fortpflanzungsorgane tritt aber noch schärfer hervor, wenn man erwägt, dass auch Bursa Copulatrix und Receptaculum seminis bei Bienen- und Ameisen-Arbeiterinnen verkümmert sind. Alle Erfahrung spricht aber dafür, dass typische Theile niemals durch noch so schlechte Ernährung ausfallen können, eine Eiröhre so wenig, als ein Bein oder ein Flügel. Wie oft hat man schon Raupen en masse unter Hungerkost aufgezogen, absichtlich oder aus Unachtsamkeit, aber noch niemals ist daraus ein Schmetterling ohne Flügel, oder mit nur vier Beinen, statt seiner sechs, hervorgegangen. Alles, was man dadurch erreichte, waren sehr kleine, aber vollständig ausgebildete Thiere. Dasselbe war bei meinen Hungerfliegen zu beobachten. Der Ausfall eines typischen Organs ist kein ontogenetischer Process, sondern ein phylogenetischer, er beruht nie und in keinem Falle auf den blossen Ernährungseinflüssen, welche die Entwickelung des einzelnen Individuums treffen, sondern stets auf Aenderungen der Keimesanlagen, wie sie allem Anschein nach nur in langen Generationsfolgen zu Stande kommen können[2]).

Deshalb ist die Annahme, dass blosse Erhöhung der

---

[1]) Adlerz, G., „Myrmecologiska studier“ in Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., 11. Bd., Nr. 18. 1887.

[2]) Siehe: Zusatz 13.

Empfindlichkeit für schwache Ernährung die Ursache sei, dass bei den Arbeiterinnen ein Ovarium mit wenigen oder gar keinen Eiröhren gebildet wird, nicht ausreichend. Wir müssen vielmehr annehmen, dass im Keimplasma des Eies die Anlagen zu zwei ganz verschiedenen Fortpflanzungssystemen enthalten sind, zu dem der Königin und dem der Arbeiterin.

Aber selbst in Bezug auf die Reifung der einmal vorhandenen Eikeime dürfen wir schwerlich den socialen Insecten eine erhöhte Empfindlichkeit für minderwerthige Nahrung zuschreiben. Wir finden bei vielen Thieren diese Empfindlichkeit in hohem Grade ausgebildet. Ich erinnere z. B. an meine alten Beobachtungen über die Auflösung halbreifer Eier im Ovarium der Daphniden, sobald die Thiere nicht hinreichend Nahrung erhalten [1]). Wie sehr die Reifung der Eier der Insecten von der Ernährung abhängt, lehrten auch meine Fliegen, welche bei minderwerthiger Nahrung im Imago-Zustand überhaupt keine Eier ablegten und die Ovarien in demselben unreifen Zustand beibehielten, wie sie sie stets — auch bei reichlichster Larvenernährung — aus der Puppe mitbringen.

So bieten also die Thatsachen weder einen Anhalt dafür, dass die Verkümmerung des Arbeiter-Ovariums eine directe Folge minderwerthiger Ernährung sei, noch dafür, dass überhaupt eine erhöhte Empfindlichkeit des Ovariums für Ernährungseinflüsse hier vorliege. Wohl aber lehren sie uns, dass minderwerthige Fütterung die Rolle des auslösenden Reizes für die im Keimplasma

---

[1]) Siehe: Zusatz 11.

anzunehmende Anlage der Arbeiterin spielt, nicht nur der Anlage ihres Ovariums, sondern zugleich aller Charaktere, durch welche sich die Arbeiterin von der Königin unterscheidet.

Es klingt nun zunächst vielleicht sonderbar, dass in ein und demselben Ei eine doppelte Anlage zahlreicher Körpertheile enthalten sein soll, allein das Ueberraschende daran verliert sich, wenn man erwägt, dass ja in jedem Ei der meisten Thiere zweifellos viele Körpertheile in doppelter Anlage enthalten sein müssen, in einer weiblichen und einer männlichen. In manchen Fällen sind diese Anlagen sogar auf zwei verschiedene Arten von Eiern vertheilt, so bei Räderthieren und bei der Reblaus, und hier kann es also nicht bezweifelt werden, dass jedes Geschlecht seine besondere Keimesanlage hat. Ist das aber hier so, dann sehe ich nicht ein, was uns zu einem Zweifel daran berechtigte, dass in den Eiern der geschlechtlich dimorphen Thiere allgemein doppelte Anlagen vorhanden sind, wenn auch noch nicht auf zwei verschiedene Eier vertheilt, sondern in demselben Keimplasma beisammen liegend, eine Vorstufe jener denkbar stärksten Geschlechtertrennung. Von hier aus aber gelangt man dann ohne Sprung zu den Verhältnissen bei den socialen Insecten, bei welchen mindestens dreierlei verschiedene Anlagen des Körpers im Keim enthalten sein müssen, indem die Weibchenanlage in zweifacher Gestalt vorhanden ist.

Fragen wir aber nun, wie die Rückbildung der Ovariums-Anlage entstanden sein könne, so ist es klar, dass sie nicht etwa Folge von Nichtgebrauch sein kann, da die Unfruchtbarkeit in demselben Grade aufhört, sich zu vererben, in dem sie sich ausbildet. Mir scheint des-

halb ein geradezu zwingender Beweis in dem relativen Schwinden der Eiröhren bei den Arbeiterinnen der Bienen und Ameisen zu liegen dafür, dass es Täuschung ist, wenn man die Verkümmerung irgend eines Organs als directe Folge des Nichtgebrauchs auffasst, da hier gerade diejenigen Organe schrittweise verkümmerten, an welchen die Vererbung hängt, somit nichts von ihrer Verkümmerung vererbt werden konnte. Dennoch ging die Rückbildung des Ovariums ihren langsamen phyletischen Gang Schritt für Schritt weiter, brachte eine Eiröhre nach der andern zum Schwund, gerade wie irgend ein nicht mehr gebrauchtes Organ, z. B. die überflüssigen Zehen der Urpferde, die auch scheinbar durch directe Wirkung des Nichtgebrauchs verkümmern und ihre Verkümmerung auf die Nachkommen vererben. Und doch gibt es hier keine Nachkommen! Das sind Thatsachen, die nicht stark genug geltend gemacht werden können, und die sich jene Geologen doch einmal näher überlegen sollten, welche so sicher dem Schein trauen und eine Vererbung erworbener Eigenschaften als einen bewiesenen Vorgang annehmen, weil es in zahlreichen, ja in den allermeisten Fällen ganz so aussieht, als wäre der Schwund directe Folge des Nichtgebrauchs. Der Schein trügt bekanntlich öfters und hat bisher in der Wissenschaft nicht ohne Weiteres schon als Beweis gegolten. Oder wollen wir wieder zu der Ansicht zurückkehren, dass die Sonne um die Erde läuft? Ich wüsste nicht, dass gegen diesen falschen Schein bessere Beweise anzuführen wären, als sie in den eben vorgebrachten Thatsachen gegen den Schein einer Vererbung erworbener Eigenschaften enthalten sind.

Wir können also für die Verkümmerung der Fort-

pflanzungsorgane hier nur Selectionsprocesse verantwortlich machen, und dies begegnet auch keinem Hinderniss, insofern diese Verkümmerung hier eine zweckmässige, vortheilhafte Einrichtung ist, durch die die Arbeiterinnen erst befähigt wurden, ihre ganze Kraft der Arbeit zuzuwenden. Der Vortheil der Arbeiterkaste ist schon so oft dargelegt worden, dass ich wohl darauf näher einzugehen unterlassen darf.

Wenn aber nun weiter gefragt wird, wie es überhaupt denkbar sei, dass zwei- oder gar dreierlei Anlagen der entsprechenden Organe in einem Keim enthalten sein und auf welchem Wege sich dieselben entwickelt haben können, so scheint mir dies von der Grundlage der von mir früher entwickelten Vererbungstheorie aus nicht so schwer begreiflich zu sein. Ich stelle mir das Keimplasma nicht als einen einzigen Keim für den Aufbau eines Individuums vor, sondern ich denke mir, dass es eine grössere Zahl secundärer Einheiten enthält, deren jede alle die Anlagen in sich birgt, welche zum Aufbau eines Individuums gehören; es sind dies meine Ide. Nehmen wir diese Hypothese einmal an, so unterliegt es keiner Schwierigkeit, sich vorzustellen, dass das Keimplasma der heutigen Bienen sich aus verschiedenen Iden zusammensetzt, von welchen ein Theil die Anlagen zur Arbeiterin, ein anderer die zur Königin, ein dritter die zum Männchen enthält, und es steht nichts im Wege, sich die Arbeiter-Ide der Ameisen wieder von zweierlei Art zu denken, als Arbeiter-Ide im engeren Sinne und als Soldaten-Ide. Die männlichen Ide werden activ beim Ausbleiben der Befruchtung, die weiblichen bei ihrem Eintritt, und die Art der Ernährung bildet den auslösenden Reiz für die Arbeiter-Ide oder die

Königinnen-Ide. Langsame Selectionsprocesse haben die weiblichen Ide allmählich nach zwei Richtungen umgestaltet und schliesslich zur vollen Zweigestalt der weiblichen Thiere geführt. Dass dieser Process nicht plötzlich, sondern schrittweise vorgerückt ist, können wir heute noch sehen, denn heute noch sind uns eine ganze Anzahl von Stufen dieser Umwandlungen in den Arbeiterinnen der verschiedenen Ameisenarten erhalten. Auch sporadische Uebergänge zwischen Arbeiterinnen und Weibchen kommen vor, und in ziemlich verschiedenen Combinationen der Merkmale, ähnlich den Zwitterbildungen jener sonderbaren und oft ganz regellosen Mischung der Geschlechtsunterschiede, wie sie abnormer Weise zuweilen vorkommen und gerade bei den Bienen in so wunderbarer Mannigfaltigkeit beobachtet wurden. Wenn irgend etwas dafür spricht, dass in der That der Keim aus Iden, und diese wieder aus Anlagen der einzelnen selbstständig variabeln Theile des Körpers, aus „Determinanten“ zusammengesetzt sind, so sind es gerade diese Thatsachen, wie sie die stufenweisen Umwandlungen der Weibchen zu Arbeiterinnen bei den staatenbildenden Insecten uns aufweisen. Zuerst — so werden wir annehmen müssen — wandelten sich nur kleinere Gruppen von Determinanten um, etwa diejenigen der Fortpflanzungsorgane und der Flügel bei den Ameisen, zugleich auch viele Determinanten des Gehirns; es kamen neue Determinanten hinzu, fielen alte aus, und indem so nach und nach immer zahlreichere und ausgedehntere Gruppen von Determinanten immer stärker abänderten, wurde schliesslich das Id im Ganzen ein neues, ein Arbeiter-Id. In ähnlicher Weise wandelten sich andere Weibchen-Ide zu Königinnen-Iden um, und bei den Ameisen mit Soldaten

differenzirte sich ein Theil der Arbeiterin-Ide zu Soldaten-Iden [1]).

Durch die aus ganz andern Thatsachen abgeleitete Annahme einer Zusammensetzung des Keimplasmas aus Iden werden — wie ich glauben muss — die sonst so dunkeln Erscheinungen des Polymorphismus klar und verständlich, sowohl als fertige Erscheinungen, wie auch in ihrer phyletischen Entwicklung. Und dies Alles, ohne dass irgend welche neue und speciell auf diesen Fall berechnete Annahmen gemacht werden müssten. Es verläuft vielmehr Alles genau so, wie es im Allgemeinen bei jedem Umwandlungsprocess anzunehmen ist. In allen Fällen — so schloss ich aus den Erscheinungen der Vererbung — werden beim Beginn einer Umwandlung die Determinanten derjenigen Theile umgewandelt, welche sich neuen Forderungen der Lebensbedingungen anzupassen haben. Aber auch diese primären Abänderungen beruhen nicht von vornherein auf einer Umwandlung der homologen Determinanten aller Ide, sondern nur eines Theils derselben, einer kleinen Majorität, wie sie gerade ausreicht, um den abgeänderten Charakter in's Leben zu rufen. Allmählich erst und mit Hülfe von Amphimixis und Reductionstheilung mehrt sich dann die Zahl der so abgeänderten Ide, und gleichzeitig ändern sich nun auch die Determinanten anderer cooperirender Körpertheile, bis schliesslich beinahe oder wirklich alle in irgend einem, zum Theil sehr geringen, zum Theil grösseren Betrag abgeändert, und so die betreffenden Ide etwas Neues geworden sind. Es ist genau derselbe Vorgang, wie er auch bei der Bildung der Arbeiterinnen

---

[1]) Siehe: Zusatz 12 und 16.

von Ameisen und Bienen angenommen wurde, mit dem einzigen Unterschied, dass dort niemals alle oder auch nur die meisten Ide zu Arbeiterin-Iden werden durften, sondern nur ein bestimmter Procentsatz derselben, da ja die fruchtbaren Weibchen nothwendig für die Art blieben, also ebenfalls durch eine Anzahl von Iden im Keimplasma vertreten bleiben mussten. Aber auch bei der gewöhnlichen Umwandlung einer Art werden — wenn meine Vorstellung richtig ist — immer einige Ide unverändert oder nur wenig verändert noch lange Zeit mitgeführt, wie wir aus den Rückschlagerscheinungen schliessen können. Während aber hier diese nicht abgeänderten Ide keine Bedeutung für die Art mehr haben und deshalb durch Reductionstheilung immer mehr verschwinden können, bis zuletzt höchstens noch einzelne alte Determinanten-Gruppen in manchen Iden enthalten sind, kommt es bei den socialen Insecten darauf an, dass sich ein festes Verhältniss zwischen alten und neuen Iden herstelle, und auch diesen Vorgang werden wir nur auf Rechnung von Selectionsprocessen setzen können.

Wenn im Keimplasma der Biene nur eine Anlage vorhanden wäre, welche die Fähigkeit besässe, sich auf die Einwirkung reichlicher Ernährung zur Königin, auf die minderwerthiger Ernährung zur Arbeiterin zu entwickeln, wie wollte man es erklären, dass durch die letztere Einwirkung nicht bloss Verkümmerung einzelner Theile, sondern auch Anders- und Stärker-Entwicklung anderer Theile eintritt? Mir scheint, dass wir keine Wahl haben, dass wir schon allein durch die socialen Insecten gezwungen sein würden, die Annahme von Iden zu machen, denn nur so wird es verständlich, wie durch den Reiz minderwerthiger Ernährung ganz entgegengesetzte Charaktere hervorgerufen

werden können, einerseits Rückbildungen an den Ovarien, dem Receptaculum, den Flügeln, oft auch bedeutende Reduction der gesammten Körpergrösse, andererseits Steigerungen und Höher-Differenzirungen einzelner Theile, wie des Gehirns bei den Ameisen-Arbeiterinnen, der Kiefer bei den Soldaten und in Verbindung damit vieler Instincte. Nichts von allen diesen Veränderungen beruht in seinem eigentlichen Grund auf directer Wirkung der minderwerthigen Nahrung, nicht einmal die häufig so auffallende Kleinheit der Ameisen-Arbeiterinnen! Versuchen Sie es einmal, aus irgend einem Insect durch Hungern während der Entwicklung Zwergformen zu machen, Sie werden es höchstens bis auf die halbe Grösse bringen, so wie es zuweilen bei den erwähnten Schmetterlingen und auch in meinen Fliegen-Versuchen eintrat. Allein die Arbeiterinnen mancher tropischer Ameisen (Atta fervens) sind zehn Mal kleiner als ihre fruchtbaren Weibchen, und wenn auch ein Theil dieses Unterschiedes auf phyletische Vergrösserung der Weibchen zu setzen ist, so kommt doch ein anderer beträchtlicher Theil davon zweifellos auf Rechnung einer Verkleinerung der Arbeiterinnen[1]). Eméry hat deshalb insoweit recht, wenn er meint, dass die Entstehung solcher Zwergarbeiterinnen auf einer besonderen Eigen-

---

[1]) Dies geht daraus hervor, dass die Männchen ebenfalls sehr viel grösser als die Arbeiterinnen sind; die Weibchen messen hier 22 mm, die Männchen 17, die Soldaten 11 und die Arbeiter von 1,6 bis 9,6 mm. Uebrigens ist der Unterschied in der Körpergrösse zwischen Geschlechtsthieren und Arbeitern auch bei einigen unserer einheimischen Ameisen, z. B. bei Lasius brunneus schon so bedeutend, dass man die beiderlei Formen zuerst für ganz verschiedene Arten halten möchte.

schaft des Keimplasmas beruhen müsse, „nämlich darauf, dass die mangelhaft ernährten Larven nicht verhungerten, sondern klein blieben und sich verpuppten". Nur dass diese „besondere Eigenschaft des Keimplasmas" nicht bloss in einer veränderten Reizbarkeit desselben besteht, sondern in einer Umgestaltung eines Theiles desselben, welches eben in den Arbeiter-Iden derart abänderte, wie es zur Herstellung eines Körpers von kleinen Dimensionen erforderlich war. Denn man wird doch nicht ernstlich glauben wollen, dass diese Larven wirklich „mangelhaft" ernährt und thatsächlich „durch Hunger" klein gehalten würden? Sie werden vielmehr genau so viel Nahrung erhalten, als sie zur Entwicklung der Arbeiteranlage brauchen, und als ihr Instinct verlangt, sobald sie durch Verabreichung der minderwerthigen Ernährung einmal Arbeiterlarven geworden sind. Die Instinctanlagen der Arbeiter-Ide sind eben auch abgeändert worden, gerade so wie diejenigen der Königinnen-Ide. Hand in Hand mit den sichtbaren Veränderungen des Körpers sind unsichtbare gegangen, die wir eben nur aus der Veränderung der Instincte erschliessen können. Wir wissen aber, dass die „Kunst", durch eine bestimmte Methode der Fütterung aus der Larve eine Arbeiterin oder eine Königin zu erziehen, ein Instinct ist, der sich erst mit der Entwicklung der Arbeiterform ausgebildet haben kann, und ebenso wird sich der Instinct eines geringeren Nahrungsbedürfnisses bei der Arbeiterinlarve gleichzeitig damit entwickelt haben. Denn die Arbeiterin*larve* ist ein besonderes Individuum mit ihren eigenen und eigenthümlichen Anlagen und Instincten, so gut als die *ausgebildete* Arbeiterin. Drei Tage lang nur erhalten alle Larven der Biene dasselbe Futter, und

so lange sind sie indifferent und können noch Arbeiterin oder Königin werden, dann aber tritt verschiedene Fütterung und damit die Entscheidung ein, welche Ide in dieser Ontogenese die Führung übernehmen sollen. Daran würde nichts geändert, wenn auch ältere Arbeiterlarven durch Verabreichung königlichen Futters noch zu Königinnen gemacht werden könnten, denn die Ide mit den Königinnenanlagen gehen ja nicht zu Grunde, sondern werden mit den übrigen Iden von Zelle zu Zelle weitergegeben durch die ganze Ontogenese hindurch, und wenn sie einmal so eingerichtet sind, dass sie bei einer gewissen Qualität und Quantität der Nahrung activ werden, so mögen sie dazu auch später noch im Stande sein, solange die Theile des vollendeten Insectes noch nicht angelegt sind. Bei den Bienen ist es nicht so; die Bienenzüchter wenigstens geben an, dass zur Aufzucht einer „künstlichen“ Königin nur ganz junge Larven im Alter von 1—4 Tagen von den Arbeiterinnen gewählt werden. Bei den Termiten aber können nach Grassi auch noch ältere Larven nach der Willkür der sie fütternden Arbeiterinnen zu fruchtbaren Weibchen ausgebildet werden, und zwar auch durch intensivere Ernährung mittelst eines nährenden Secrets ihrer Speicheldrüsen [1]).

Gewiss ist diese ganz übereinstimmende Anpassung des Larvenorganismus an den bestimmenden Reiz einer specifischen Ernährungsweise, wie sie zwei so fernstehenden Insectengruppen zukommt, den Bienen und Termiten, sehr bemerkenswerth, denn es kann natürlich kein Zweifel darüber sein, dass sie in jeder Gruppe selbstständig ent-

---

[1]) Siehe: Zusatz 14.

standen ist. Aber überraschend erscheint es mir nicht, dass Naturzüchtung bei beiden die Auslösung der Kastenanlagen gerade an Nahrungsreize geknüpft hat. Diese Convergenz scheint mir vielmehr so verständlich, als die selbstständige Entstehung von Augen ähnlicher Bildung in ganz verschiedenen Thiergruppen. Welch' anderer Reiz hätte auch diese Auslösung übernehmen und zugleich in die Macht und Willkür der Thiere gelegt werden können?

Man könnte antworten: Temperaturen verschiedener Höhe, allein dies wäre schwerlich durchführbar gewesen. Allerdings tragen die Ameisen ihre Puppen zeitweise in die Sonne, und so gut beim adaptiven Saisondimorphismus die verschiedenen Trachten der Art für bestimmte Temperaturen reizempfindlich gemacht werden konnten, wäre es Naturzüchtung an und für sich wohl auch möglich gewesen, die Auslösung des Arbeitercharakteren-Complexes an Temperaturreize zu knüpfen, allein wie hätten die Thiere bestimmte Temperaturen für ihre Larven herstellen sollen, da sie doch nicht über den Sonnenschein verfügen und noch weniger über einen Eiskeller?

Dass aber Ernährungsunterschiede zum bestimmenden Reiz wurden, begreift sich gut, da das Füttern der Larven schon lange Zeit vor der Einrichtung der Insectenstaaten bei den solitären oder in kleinen Gesellschaften lebenden Hymenopteren üblich war. Hier konnte also Naturzüchtung eingreifen und eine bestimmte Fütterungsweise begünstigen, gleichzeitig aber auch solche Töchterlarven, bei welchen sich ein Theil der Ide nach der Richtung der Arbeiterin hin verändert hatte. Im Genaueren können wir freilich diesen Umwandlungsvorgang noch nicht verfolgen. Es wäre

auch verfrüht, heute schon fragen zu wollen, wie es minderwerthige Ernährung anfange, gerade die Arbeiter-Ide zur Activität zu bringen. Das lässt sich zur Stunde noch so wenig begreifen, als wir verstehen, auf welcher Eigenthümlichkeit des Wurzelgewebes einer Pflanze es beruht, dass sie auf den Reiz der Schwerkraft abwärts und nicht, wie der Stamm, aufwärts wächst. Wir müssen uns für jetzt damit beruhigen, anzunehmen, dass durch Selectionsprocesse eine solche Reactionsweise eingerichtet werden konnte, da wir für das Zweckmässige einen anderen Ursprung nicht kennen.

So geht offenbar Alles bei dieser ganzen Umwandlungsgeschichte auf Selection zurück. Man hat mir öfters vorgeworfen, ich übertriebe die Wirkungssphäre der Naturzüchtung, indem ich einseitig die directe Wirkung äusserer Einflüsse in den Hintergrund stellte. Ich glaube aber, heute an einem Beispiel gezeigt zu haben, dass man umgekehrt leicht geneigt ist, äussere Einflüsse für Umwandlungen verantwortlich zu machen, an denen sie keinen Antheil haben können. In diesem Falle muss Alles, was an den Arbeiterinnen verändert worden ist, auf Selection beruhen, die Verkümmerung der Eierstöcke, die Abänderung des eigenen Nahrungsbedürfnisses im Larven- und Imagoleben, die Entstehung der Kunst, selbst Arbeiterinnen oder Königinnen zu erziehen, und alle körperlichen Vervollkommnungen oder Rückbildungen, welche sie durchgemacht haben[1]).

Gewiss! Es sind wunderbar vielseitige Wirkungen, welche Naturzüchtung bei der Bildung der Insectenstaaten

---

[1]) Siehe: Zusatz 15.

zu Stande gebracht hat, und man ist wohl berechtigt, zu fragen, ob denn auch so intensive Züchtungsprocesse gerade bei staatenbildenden Thieren möglich sind. Vor mehreren Jahren hat Wolff[1]) die Ansicht geäussert, von Selectionsprocessen könnte hier überhaupt nicht die Rede sein, weil hier das um's Dasein kämpfende und das variirende Individuum „zwei verschiedene“ Individualitäten seien — nämlich der Stock und die einzelnen Personen, die ihn zusammensetzen. In der That würden Variationen einzelner Individuen unter den vielen Tausenden eines Stockes ganz wirkungslos auf den Kampf um's Dasein bleiben, den der Stock als Ganzes zu kämpfen hat. Wolff hat aber übersehen, dass der Stock als Ganzes auch eine Variationseinheit bildet, wenn auch keine absolute, insofern eben alle Insassen des Stockes Kinder einer oder doch weniger Mütter sind. Die Einzahl der Königin im Bienenstock findet darin ihre Erklärung, dass Selectionsprocesse dadurch erheblich vereinfacht und erleichtert werden, wenn alle Mitglieder der Genossenschaft Söhne und Töchter desselben Vaters und derselben Mutter sind. Bei einem Theil der Termitenarten ist es nach den Untersuchungen von Grassi heute noch ebenso, bei Calotermes flavicollis ist nur eine ächte Königin vorhanden, und wenn bei Termes lucifugus eine solche regelmässig zu fehlen scheint und durch sogenannte Substitutionsweibchen ersetzt wird, so ist das ein secundärer Zustand, der aus jenem anderen sich erst hervorgebildet hat, nachdem die Differenzirung der Kasten längst schon erfolgt war. Auch heute entstehen noch

---

[1]) G. Wolff, „Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre“, Biolog. Centralblatt v. 15. Sept. 1890.

ächte Königinnen bei Termes lucifugus, aber sie gründen keinen Staat mehr, sondern fliegen zur Hochzeit aus und gehen zu Grund.

Doch ich habe mich schon zu lange bei den staatenbildenden Insecten aufgehalten und kehre zurück zu dem Punkt, dessenthalben ich auf sie eingegangen bin. Ich wollte zeigen, wie die Natur äussere Einflüsse vielfach als auslösende Reize verwendet, wenn es darauf ankommt, verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten zweckmässig zu reguliren. Nicht immer aber gibt ein äusserer Reiz den Anstoss zur Formänderung, es kann auch ein innerer sein. So scheinen bei manchen Thieren mit Generationswechsel innere Normirungen die Aufeinanderfolge der verschiedenen Formen zu bestimmen; wenigstens konnte ich seiner Zeit beim Generationswechsel der Daphniden experimentell nachweisen, dass Temperatur und Austrocknen des Wassers nicht im Stande sind, bei gewissen Arten die zweigeschlechtliche Fortpflanzung hervorzurufen [1]). Die verschiedenen Arten dieser kleinen Süsswasserbewohner sind so eingerichtet, dass eine jede Art eine ziemlich genau bestimmte Zahl von Jungferngenerationen hervorbringt, und dann erst Männchen, und die Zahl dieser Generationen ist bei jeder Art derart normirt, wie es für die Erhaltung derselben am zweckmässigsten ist. Bei Arten, die grosse Seeen bewohnen, treten die Männchen erst am Ende des Sommers auf, dagegen bei Pfützenbewohnern, welche der Gefahr des Austrocknens durch baldige Erzeugung von Dauereiern be-

[1]) A. Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“, Abhandlung VII, „Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden“, Leipzig 1876—1879.

gegnen müssen, erscheinen diese und die dazu nothwendigen Männchen schon in der zweiten Generation.

Bei verwandten Krustern finden wir dagegen wieder die Zweigestaltigkeit der Art an äussere Reize gebunden. Die meisten Zoologen erinnern sich der interessanten Versuche und Beobachtungen, welche Schmankewitsch vor zwanzig Jahren[1]) mit der Artemia Mühlhausenii anstellte, einem Bewohner der salzreichen Wassertümpel an den Küsten der Krim. Die gewöhnliche Art Artemia salina macht gewisse Veränderungen durch, die sie als A. Mühlhausenii erscheinen lassen, wenn sich der Salzgehalt des Wassers, in welchem sie lebt, allmählich verstärkt, und sie soll sich sogar in entgegengesetzter Weise verändern und in die bisher als Branchipus Schäfferi beschriebene Art umwandeln, wenn der Salzgehalt des Mediums allmählich stark verringert wird. Die Veränderungen, welche dabei eintreten, sind, theilweise wenigstens, solche, wie sie für den veränderten Salzgehalt des Wassers vortheilhaft sind: Vergrösserung der Kiemen bei Zunahme des Salzgehaltes, entsprechend dem geringeren Sauerstoffgehalt des Wassers. Daraus möchte ich schliessen, dass der Salzgehalt nicht die directe Ursache der Abänderung ist, sondern nur der auslösende Reiz, der eine durch Selection entstandene Anlage zur Entfaltung anregt. Es wäre also hier, ähnlich wie bei den Bienen und Ameisen, eine doppelte oder sogar vielleicht mehrfache Anpassung des Körpers an verschiedenen Salzgehalt in Folge langsamer periodischer Schwankungen des-

[1]) Schmankewitsch, „Ueber das Verhältniss der Artemia salina Milne Edw. zur Artemia Mühlhausenii Milne Edw. und das Genus Branchipus Schaeff.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV, 1875.

selben eingetreten, gewisse Determinanten hätten sich in dem einen Id hohem Salzgehalt angepasst, in dem zweiten niederem, in einem dritten vielleicht mittlerem Salzgehalt, und zugleich mit diesem Polymorphismus hätte sich eine besondere Reizempfindlichkeit dieser Anlagen für verschiedenen Salzgehalt des Mediums ausgebildet, so dass immer die richtige Anlage vom Salzgehalt selbst ausgelöst wird.

Ob es sich wirklich so verhält, oder ob etwa und wieweit doch auch directe Wirkung des Salzgehaltes durch das Mittel der Intraselection mitwirkt, lässt sich nach den vorliegenden Versuchen nicht entscheiden, und ich führte den Fall nur an, um darauf hinzuweisen, dass die gewöhnliche Auslegung desselben als directe Wirkung keineswegs selbstverständlich ist, sondern dass recht wohl auch der Salzgehalt des Mediums hier bloss als Auslösungsreiz gedacht werden kann.

Ueberhaupt beanspruche ich nicht, mein Thema erschöpft zu haben; ich wollte nur an einigen Beispielen zeigen, wie ich mir denke, dass äussere Einflüsse zur Auslösung bestimmter Keimesanlagen von der Natur verwerthet werden. Der Gegenstand ist noch zu neu, als dass sich heute schon sagen liesse, welche Einwirkungen auf die Organismen alle als auslösende Reize von Doppelanlagen Verwendung gefunden haben. A priori aber müssen wir jede Art der Einwirkung dazu fähig halten, unter Umständen als Regulator der vorgesehenen Entwicklung benutzt zu werden. Wie fein die Reizempfänglichkeit der Theile abgestuft und normirt werden kann, sehen wir ja schon an der Thatsache der allmählichen Differenzirung des Körpers der Thiere und Pflanzen nach dem Princip der

Arbeitstheilung, denn mit der morphologischen Differenzirung ist dabei die immer feiner sich abstufende und differenzirende Reizempfänglichkeit Hand in Hand gegangen. Wie wunderbar aber diese sich verfeinern kann, das sehen wir nicht nur an allen möglichen specialistischen Leistungen der Elemente unseres Körpers, sondern an zahlreichen Vorgängen aller Art bei Thieren und bei Pflanzen. Wenn wir beobachten, dass im Allgemeinen Selbstbefruchtung bei den Phanerogamen vermieden wird, und dass eine Menge verwickelter Einrichtungen an den Blumen dieselbe zu verhindern da sind, ja dass die ganze Existenz vieler Blumen darauf beruht, dass Kreuzung durch Insecten vortheilhaft war, so setzt dies voraus, dass sowohl Selbstbefruchtung stets möglich, als dass sie stets minder erfolgreich wäre. Beides trifft aber nicht allgemein zu, sondern wir finden alle möglichen Grade der Empfänglichkeit für den eigenen Pollen. Blumen, die, wie viele Ordideen, ganz auf die Kreuzungsvermittelung der Insecten angewiesen sind, haben sich als völlig fruchtbar mit dem eigenen Pollen erwiesen, andere dagegen, die, wie Corydalis cava, sehr leicht sich selbst bestäuben könnten, sind mit eigenem Pollen völlig unfruchtbar, und dem gegenüber stehen die kleistogamen Blüthen, die sich nie öffnen und also ganz auf Selbstbefruchtung angewiesen sind. Am auffallendsten aber tritt die verschiedene Empfindlichkeit für minimalste Reizunterschiede bei den di- und trimorphen Blüthen hervor, welche so eingerichtet sind, dass niemals Selbstbefruchtung eintritt, und zwar dadurch, dass nur der Pollen einer bestimmten anderen Form von Blume in die Narbe mit Erfolg eindringen kann. Hier scheint man auch in die Mittel Einsicht zu haben, mittelst deren diese Anpassung erreicht

worden ist: die Pollenkörner sind verschieden dick, und zwar entspricht ihre Dicke der Länge des Griffels jener anderen Blumenform und damit zugleich der Länge des zu treibenden Pollenschlauchs. In den meisten anderen Fällen können wir noch nicht in den Mechanismus der Reizempfänglichkeit hineinsehen, und in den meisten wird er auch ein bedeutend feinerer sein. Aber ein Mechanismus muss es immer sein, und sein Zustandekommen kann nur auf dem einzigen Princip beruhen, welches wir für das Zustandekommen von Zweckmässigkeiten kennen: Selection auf Grundlage der individuellen Variation.

Ich komme zum Schluss. Soll ich kurz das Wesentliche zusammenfassen, so hat sich gezeigt, dass äussere Einwirkungen nicht bloss in der längst bekannten Weise als Reize wirken, indem sie die Functionen des Körpers auslösen, sondern noch in einer mehr verborgenen Art. Sie werden von der Natur — so zu sagen — dazu benutzt, um das Auftreten der verschiedenen Formen, in denen eine Art erscheinen kann, zweckmässig zu reguliren. Der Keim enthält dann die Anlagen dieser mehrfachen Formen nebeneinander in sich, und ein Reiz, sei es die Art der Ernährung oder des den Körper treffenden Lichtes oder der Wärme oder sonst einer äusseren Einwirkung — dient früher oder später als Auslösung einer dieser Anlagen, gibt also die Entscheidung, welche von diesen Anlagen zur Entwicklung kommen soll. Die Anlagen selbst können dabei in sehr verschiedenem Grade von einander abweichen, von blossen Unterschieden der Färbung und Zeichnung, wie im Falle des adaptiven Saison-Dimorphismus, den ich für Schmetterlinge und Raupen wahrscheinlich zu machen

suchte, bis zu den tiefgreifenden Unterschieden, welche zwischen den Kasten der staatenbildenden Insecten bestehen.

In allen diesen Fällen ist die äussere Einwirkung niemals die wirkliche Ursache der Verschiedenheit, sondern sie spielt nur die Rolle des Reizes, der darüber entscheidet, welche der vorhandenen Anlage zur Entwickelung gelangen soll. Die wirkliche Ursache aber liegt immer in vorgebildeten Veränderungen der Anlagen des Körpers selbst, und diese — da sie stets zweckmässige sind — können in ihrer Entstehung nur auf Selectionsprocesse bezogen werden. Auch wenn der Schein dafür spricht, dass directe Wirkung äusserer Einflüsse eine solche zweckmässige Abänderung hervorrufe — genaue Untersuchung ergibt, dass es ein falscher Schein war, und dass in Wahrheit der äussere Einfluss doch nur als Reiz auf die Anlage einer vorgebildeten Anpassung wirkte. Dies hat sich in besonders schlagender Weise bei der Sterilität der Arbeiterinnen von Bienen und Ameisen gezeigt; sie ist nicht die directe Folge schlechterer Ernährung, sondern die Folge einer durch Selection hervorgerufenen Anlage eines rudimentären Ovariums, welche in demselben Ei neben der Anlage eines vollständigen Ovariums vorhanden ist, und welche zur Entwicklung kommt, wenn die junge Larve schlechter ernährt wird: minderwerthige Ernährung wirkt für sie als auslösender Reiz.

Grade dieser Fall hat noch ein besonderes Interesse, indem er den Forschern, welche immer noch an der Vererbung erworbener Eigenschaften und damit zugleich an dem Entwicklungsprincip Lamarck's festhalten möchten, von Neuem zeigt, dass ihre Ansicht nicht die richtige sein

kann. Nicht in einem einzigen — und so auch nicht in diesem — von einem der Ihrigen mit so grosser Sicherheit geltend gemachten Fall hat sie sich als haltbar erwiesen.

So sehe ich mich denn durch die hier vorgebrachten Thatsachen und Erwägungen nur von Neuem bestärkt in der schon lange vertretenen Ueberzeugung, dass Selection allein das leitende und führende Princip bei der Entwicklung der Organismenwelt war und bis auf unsere Tage noch immer ist.

ZUSÄTZE.



Zusatz 1 (zu p. 3). Die Reizbewegungen der tropischen Leguminosen-Blätter sind zwar schon früher, besonders auch von Charles und Francis Darwin, in vortrefflicher Weise untersucht worden, aber sicheren Aufschluss über die biologische Bedeutung derselben haben doch erst die neuesten Untersuchungen ergeben, die in den Tropen selbst, unter den natürlichen Lebensbedingungen dieser Pflanzen angestellt wurden. Stahl sowohl als Haberlandt haben einen Aufenthalt in der botanischen Station zu Buitenzorg auf Java dazu benutzt, um auch über diese Frage neues Licht zu verbreiten. Nach ihren Erfahrungen liegt der Nutzen des Zusammenklappens und sich Anfrichtens dieser fiederspaltigen Blätter wesentlich mit in der dadurch erreichten Abschwächung der Gewalt der tropischen Regengüsse; auf der anderen Seite aber auch in der Regulirung der auf sie fallenden Lichtmasse, indem sie bei steigender Insolation sich immer höher emporrichten bis zum vollständigen Zusammenklappen. So verhält es sich wenigstens bei zahlreichen dieser Leguminosen der Tropen, bei welchen nicht Stossreize die Bewegung auslösen, sondern eine bestimmte Intensität der Belichtung, und bei welchen neben dem Schutz gegen die Wucht der fallenden

---

Vergleiche: Stahl, „Regenfall und Blattgestalt, ein Beitrag zur Pflanzenbiologie“, Extrait du Jardin Botanique de Buitenzorg, Vol. XI, 1893 und Haberlandt, „Eine botanische Tropenreise“, Leipzig 1893, p. 112 und 113.

Regentropfen das Zusammenklappen der Blätter zugleich auch ein Schutz gegen allzu starke Belichtung ist; die Blätter schliessen sich sowohl bei starker Belichtung als bei ganz schwacher, und diese letztere Anpassung wird von Haberlandt als eine Einrichtung erkannt, welche noch vor dem Eintritt des Regens die Blätter zum Schliessen bringt, denn vor Eintritt des Regens umdüstert sich der Himmel in der Regel so bedeutend, dass diese Schwankung in der Beleuchtungsstärke ausreicht, um die „Schlafbewegung“ der Fiederblättchen auszulösen.

Zusatz 2 (zu p. 4). Womöglich noch klarer liegt die Sache beim Geotropismus, denn hier besteht kein Zweifel, dass die Eigenschaft der Pflanze, auf die Wirkung der Schwere in irgend einer Weise zu reagiren, keine allgemeine und primäre Pflanzeneigenschaft sein kann. Eine im Wasser frei rotirende Volvoxcolonie ist gewissermassen ein lebender Klinostat, und ihre einzelnen Zellen werden von der Anziehung der Erde nicht beeinflusst. Die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen wird also erst entstanden sein, als dieselben sich im Boden befestigten, und sie kann somit auch in ihrer allgemeinsten Gestalt schon als Anpassung begriffen werden. Noch mehr freilich tritt dies hervor, wenn wir sehen, dass die heutigen Pflanzen in ihren einzelnen Theilen eine völlig verschiedene Empfindlichkeit für den Reiz der Schwerkraft besitzen, dass nicht nur die Wurzel positiv, der Stamm negativ geotropisch sein kann, sondern dass auch jede der Nebenwurzeln und jeder der Nebenäste in einem andern und genau bestimmten Winkel von der Hauptwurzel und dem Hauptstamm sich abzweigt, und dass auch dieser Winkel, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, als eine Reaction auf den Reiz der Schwerkraft aufzufassen ist. Es kann also die geotropische Reizbarkeit der Pflanze, gerade so wie die Lichtempfindlichkeit ihrer verschiedenen Theile, sich in ganz entgegengesetztem Sinne äussern, und — was noch mehr ist — diese Reizbarkeit ist für jeden Theil besonders regulirt, und zwar in solcher Weise, dass die Pflanze dadurch in den Stand gesetzt wird,

sich wechselnden Bedingungen in vortheilhaftester Weise anzupassen. Eine Reactionsweise aber, welche denselben Reiz in verschiedenen Theilen in ganz verschiedener Weise beantwortet, kann nicht eine ursprüngliche, gewissermassen primäre Eigenschaft der Pflanze sein; sie kann nicht von jeher allen Pflanzen eigenthümlich gewesen sein, sondern ist eine Anpassung an die Befestigung der Pflanze im Boden, und die feinsten „molekülaren" Structuren, auf welche diese wunderbare Empfindlichkeit zu beziehen ist, können nicht auf der directen Wirkung äusserer Reize, sondern nur auf ihrer indirecten Wirkung, d. h. auf Selectionsprocessen beruhen.

Zusatz 3 (zu p. 16). Dass das Princip der Intraselection bei den Pflanzen ebenso wirksam ist, wie bei den Thieren, geht nicht bloss aus allgemeinen Erwägungen hervor. Erst kürzlich hat Vöchting Versuche beschrieben, bei welchen sich Pflanzen, die unter schwacher Belichtung gehalten wurden, zuerst stark von dieser beeinflusst zeigten, z. B. viel kleinere Blüthen hervorbrachten, als gewöhnlich, später aber sich an die abnorme Belichtung „anpassten" und nun Blüthen von normaler Grösse entstehen liessen. Diese „Anpassung" könnte vielleicht auf Intraselection zu beziehen sein. (Vergl. Vöchting „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen". Berlin 1893, p. 11.) Ausserdem fallen auch alle die verschiedenen Anpassungen der Pflanzentheile an die speciellen, sie treffenden Einwirkungen der Schwere, des Lichtes, der Feuchtigkeit und der chemischen Reize mit unter den Begriff der Intraselection. Ererbt ist die feinste Reizempfindlichkeit des betreffenden Gewebes und Protoplasma's; durch den Kampf der Theile aber erfolgt die specielle Anpassung an die gerade stattfindenden Verhältnisse, z. B. die im Text schon erwähnte Anschmiegung der Gestalt eines Baumes an die Lücke zwischen den übrigen Waldbäumen, das starke Wachsthum an der Lichtseite, das Zurückbleiben der Triebe an einer stark beschatteten Seite u. s. w.

Zusatz 4 (zu p. 7). Wilhelm Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus", Leipzig 1881. In dieser

grundlegenden Schrift wird neben der Spongiosa der Knochen hauptsächlich auch die Gestalt und Verzweigung der Blutgefässe bei den Wirbelthieren besprochen und nachgewiesen, dass sie höchst zweckmässigen mechanischen Principien folgen, so dass z. B. das Lumen eines Blutgefässes an seinem Ursprung aus einem Stamm nicht die gewöhnliche cylindrische Gestalt besitzt, die es in seinem weiteren Verlauf annimmt, sondern eine konische Gestalt, genau so, wie sie ein „frei aus einer seitlichen runden Oeffnung im Stamm ausspringender Strahl zufolge der in ihm wirkenden hydraulischen Kräfte“ annehmen würde. Diese Gestalt ändert sich bei den Blutgefässen je nach dem Winkel, den der Ast mit dem Stamm macht, und je nach dem Grössen-Verhältniss der beiden Gefässe. Die Folge ist eine möglichst geringe Reibung des circulirenden Blutes an der Gefässwandung, und bei der ungeheuren Zahl der Verästelungsstellen der Blutgefässe im Körper werden wir darin eine bedeutungsvolle Einrichtung erkennen müssen, welche wesentlich dazu beträgt, dass „der Betrieb der Circulation mit einem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial“ ermöglicht wird.

Zusatz 5 (zu p. 17). Siehe F. Merrifield, „The colouring of Chrysophanus Phlaeas as affected by temperature“ in „The Entomologist“, December 1892 und December 1893. Die Resultate, welche dieser gewissenhafte Beobachter erzielt hat, stimmen sehr gut mit denen überein, welche ich an demselben Schmetterling erhielt und in Kürze in meinem Buche „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung“, Leipzig 1892, p. 524 mittheilte.

Vielleicht darf ich bei Erwähnung der werthvollen Untersuchungen Merrifield's auf einen Mangel vieler englisch geschriebenen biologischen Schriften aufmerksam machen, der im Interesse solcher Untersuchungen selbst geändert werden sollte. Ich meine die Temperaturangaben in Graden der Fahrenheit'schen Scala! In Physik und Chemie hat man sich längst dahin geeinigt, nur noch die 100theilige Scala zu verwenden, und es wäre ein grosser Fortschritt, wenn

auch die Biologen Englands und Amerikas desgleichen thun wollten. Die Angaben in Fahrenheit-Graden lassen sich nur mit Mühe in Celsius-Grade übertragen; sie sind geradezu eine Erschwerung des Verständnisses für den nicht daran gewöhnten Leser.

Dass es sich bei Polyommatus Phlaeas wirklich um directe Wirkung der Temperatur handelt und nicht um irgend eine Anpassung, geht auch aus den Beobachtungen Fritze's hervor, der im heissesten Theil des südjapanischen Sommers diese Art fast ganz schwarz fand. (Fritze, „Ueber Saison-Dimorphismus und Polymorphismus bei japanischen Schmetterlingen". Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. VIII. Bd. 1894; p. 152—162.

Zusatz 6 (zu p. 19). Dass wirklich ein zeitlicher Dimorphismus, der auf Anpassung beruht, also adaptiver Saison-Dimorphismus, vorkommt, das möchte ich auch aus einer Bemerkung des vielgereisten und vielerfahrenen Schmetterlingskenners Dr. Adalbert Seitz vermuthen. Derselbe erzählt in seinen sehr hübschen und anregenden „Reiseskizzen" (Stett. ent. Zeit. 1893, p. 27), dass in Japan auf den Hügeln bei Jokohama im November noch zahlreiche Falter fliegen, deren „Unterseite blattartig ist, was um so auffälliger ist, als die dazu gehörige Sommergeneration dies nicht hat; man hat daher die Herbstform von Grapta C. aureum als Gr. Pryeri beschrieben und Terias Laeta und Jaegeri, die beide nur saisondimorphe Generationsformen sind, lange für getrennte Arten gehalten". Der Verfasser erklärt diese Anpassung dadurch, dass zu dieser Jahreszeit das grüne Laub „bis auf spärliche Reste" verschwunden ist, dagegen der Boden voll von dürren Blättern liegt. Es würde interessant sein, diese gelegentliche Andeutung genauer zu verfolgen, und zwar würde dabei nicht nur festzustellen sein, wie stark und wie constant die Unterschiede der beiden Generationen sind, sondern vor Allem auch ihr biologischer Werth. Denn wo Zweigestalt auf Züchtungsprocessen beruht, ist eben jede der beiden Formen Anpassung und

muss biologische Bedeutung haben. Wäre z. B. in diesem Falle die Unterseite der Sommergeneration gleichgültig, d. h. könnte sie ebensogut Blattzeichnung sein, so wäre nicht abzusehen, warum die Anpassung der Herbstgeneration an dürre Blätter sich nicht auf die übrigen Generationen ausgedehnt hätte.

Diese Erwägung gilt natürlich auch für den Fall von Vanessa Levana-Prorsa, in welchem auch die Bedeutung der Levanafärbung dunkel bleibt und erst gefunden werden müsste, ehe man den adaptiven Saison-Dimorphismus dieser Art für erwiesen halten darf. Dennoch muss ich ihn für sehr wahrscheinlich halten und werde in dieser Auffassung bestärkt durch eine Schrift von Dr. G Brandes „Der Saison-Dimorphismus bei einheimischen und exotischen Schmetterlingen“, Halle 1894, in welcher ein auf Naturzüchtung beruhender Unterschied der Generationen des Jahres für eine ganze Anzahl tropischer Schmetterlinge wahrscheinlich gemacht wird. Ich erhielt diese Schrift erst, nachdem mein Vortrag schon gehalten worden war. Man hatte bisher den Saison-Dimorphismus in den Tropen nicht gesucht, weil man glaubte, dass die Vorbedingung dazu — der scharfe Unterschied der Jahreszeiten — dort fehle. Brandes aber erinnert daran, dass Regenzeit und Dürrezeit der meisten Tropenländer ebenso starke oder noch stärkere Existenzverschiedenheiten bedingen, als die Unterschiede zwischen Frühjahr und Hochsommer bei uns. Ich muss mir es versagen, hier näher auf diese interessante Frage einzutreten. Es ist zuzugeben, dass alle die von Brandes angeführten Fälle noch nicht völlig erwiesen sind — meist fehlt sogar der Nachweis des genetischen Zusammenhangs der beiden als Saisonformen einer Art betrachteten Schmetterlinge, allein ich zweifle nicht, dass ein grosser Theil dieser Fälle sich als richtig erweisen wird. Wir werden also wahrscheinlich zu unterscheiden haben zwischen einem Saison-Dimorphismus, der auf der directen Wirkung verschiedener Temperaturen auf Keimplasma und die Schuppenanlagen in den Flügeln beruht — und einem solchen, „der

auf protectiver Anpassung der zwei Generationen an verschiedene Umgebung beruht. Im ersteren Falle ist die Temperatur die wirkliche Ursache der veränderten Färbung und Zeichnung, im zweiten ist sie nur der auslösende Reiz, der über das Activwerden einer der doppelten, im Keimplasma enthaltenen Anlagen der Flügelfärbung entscheidet. Man könnte sie bezeichnen als directen und adaptiven Saison-Dimorphismus.

Zusatz 7 (zu p. 22). Bekanntlich bringen die Räderthiere zweierlei Eier hervor, grosse weibliche und kleine männliche. Nach Maupas[1]) bringt nun ein und dasselbe Weibchen immer nur Eier desselben Geschlechts hervor, also entweder nur weibliche oder nur männliche, und es konnte nachgewiesen werden, dass die Entscheidung darüber, ob ein Mutterthier Töchter hervorbringt, welche Männcheneier legen, oder Töchter, welche Weibcheneier legen, von der höheren oder niederen Temperatur des Wassers gegeben wird, in welchem diese Mütter leben. Man hat es in der Hand, sie abwechselnd Männchen-Töchter oder Weibchen-Töchter hervorbringen zu lassen. Die Geschlechtsbestimmung wird also hier gegeben, ehe noch das Ei da ist, über welches bestimmt wird. Diese auffallende und seltene Einrichtung hängt ohne Zweifel zunächst mit der bedeutenden Kleinheit der Männchen und dem dadurch bedingten Dimorphismus der Eier zusammen. Fragen wir aber weiter, warum diejenigen Töchter, welche männliche Eier hervorbringen, gerade bei hoher Temperatur des Wassers, diejenigen, welche weibliche Eier hervorbringen, gerade bei niederer Temperatur entstehen, so dürfte auch dies schwerlich eine zufällige Wirkung der Temperatur, sondern wohl eher eine Anpassung an die eigenthümlichen Lebensbedingungen sein. Geschlechtliche Fortpflanzung scheint bei den Räderthieren häufig erst spät einzutreten, wenn

---

[1]) Maupas, „Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta“ in „Compt. Rend.“ T. 113, p. 388—390.

die Colonie schon beinahe die Höhe ihrer Entwicklung, d. h. die grösste Individuenzahl erreicht hat. Dies wird aber meistens zusammenfallen mit der höchsten Wasserwärme, so dass also durch die erwähnte Einrichtung erreicht würde, dass die Männchen zu rechter Zeit auftreten. Ist diese Auslegung die richtige, so würden wir begreifen, warum in diesem Falle die Geschlechtsbestimmung von der Wärme, und warum in dieser Weise abhängig gemacht wurde.

Zusatz 8 (zu p. 23). Watasé hat in einer 1892 erschienenen Schrift „On the Phenomena of Sex-Differentiation" den Geschlechtsunterschied selbst als eine Reizerscheinung aufzufassen gesucht, wenn ich ihn recht verstehe, etwa vergleichbar dem positiven und negativen Bild ein und desselben Gegenstandes. Eine solche Auffassung liegt mir fern, wie aus dem weiteren Verlauf des Vortrages wohl deutlich genug hervorgeht. (S. Journ. of Morphology, Vol. VI, Boston 1892.)

Zusatz 9 (zu p. 26). Die hier in kurzem Auszug mitgetheilten Versuche mit (Musca vomitoria) sind in den Jahren 1884 und 1885 angestellt und noch nicht veröffentlicht worden, weil ich die Absicht hatte, sie noch nach anderer Richtung hin fortzusetzen.

Zusatz 10 (zu p. 26). Meine normal gefütterten Fliegenlarven brauchten ebensoviel Zeit zu ihrer Entwicklung bis zur Verpuppung, als die hungernden, nämlich 206 Stunden, und frassen nahezu fortwährend während dieser Zeit. Den Hungerlarven wurde nur 138—150 Stunden Fresszeit gewährt, also nur $^{6}/_{10}$—$^{7}/_{10}$ der normalen Ernährungsdauer. Der Unterschied in der Ernährung kommt aber in diesen Zahlen nur zu einem sehr unvollkommenen Ausdruck; er ist in Wirklichkeit bedeutend grösser, wie man sogleich zugeben wird, wenn man bedenkt, dass die hungernden Larven viel langsamer wachsen und viel kleiner bleiben, d. h. also zu jeder Zeit der 138 oder 150 Stunden ihres Larvenlebens weniger Nahrung aufzunehmen fähig waren, als wenn sie die dem Stadium zukommende normale Grösse besessen hätten.

Zusatz 11 (zu p. 31). Ich habe dieses Verhalten der Daphnideneier damals — und wohl nicht mit Unrecht — dahin gedeutet, dass die Eier sich zu Gunsten der Erhaltung des Thieres selbst auflösen, und jedenfalls ist dies der Erfolg ihrer Auflösung, wenn auch vielleicht kein beabsichtigter, sondern ein unvermeidlicher. Wie sehr aber die Reifung der Eizellen von der Ernährung abhängt, das lehrten auch meine Fliegen. Ich hatte die Versuche damit begonnen, zu erproben, ob die Thiere sich überhaupt in Gefangenschaft fortpflanzen, was von vornherein nicht vorauszusagen war, da viele Insecten, z. B. alle Tagschmetterlinge, dies nicht thun. Und in der That schien es anfänglich auch hier so zu sein, denn trotz reichlicher Ernährung mit Rüben und Zucker verging über ein Monat, ohne dass Eier abgelegt wurden. Als ich den Thieren aber dann ein Stück Fleisch in den Zwinger legte, stürzten sich alle darauf und sogen den Saft desselben begierig ein. Einen förmlichen Fleischhunger zeigend, bedeckten sie das Stück dicht gedrängt, und die Folge war, dass sie schon eine Woche später eine grosse Menge von Eiern ablegten.

Es hatte den Thieren also an stickstoffhaltiger Substanz gefehlt, ohne die sie ihre Eier nicht zur Reife bringen können, denn frisch aus der Puppe geschlüpfte Fliegen haben zwar vollkommene Ovarien, aber immer winzig kleine. Als ich später meine Fliegen von Anfang an mit Zucker und Fleischsaft fütterte, so entwickelten sich die Eier in den Ovarien enorm rasch, so dass die erste Eiablage schon zehn Tage nach dem Ausschlüpfen eintrat.

Man sieht daraus, dass die Larvennahrung, so reichlich sie auch ist, bei diesen Fliegen doch nur dazu reicht, die Eierstöcke anzulegen, nicht aber auch schon einen Theil der Eizellen der Reife nahe zu bringen, und ebenso scheint es bei den Bienen und Ameisen zu sein. Reichliche Ernährung im Imagozustand ist deshalb unerlässlich, wenn die Eizellen reifen sollen, und damit wird es zusammenhängen, dass die Arbeiterinnen der Bienen und Ameisen gewöhnlich keine Eier zur Reife bringen, denn sie müssen sich gewöhnlich selbst er-

nähren und dabei stark arbeiten, während die Königinnen auch im Imagozustand reichlich gefüttert werden. Tritt aber ausnahmsweise einmal auch bei den Arbeiterinnen reichliche Ernährung und erhöhter Stoffwechsel ein, dann bringen auch sie die paar Eikeime ihrer wenigen Eiröhren zur Reife und legen Eier. So möchten wohl die Versuche Wasmann's zu erklären sein, der nach künstlicher Erhöhung der Wärme vielfaches Ablegen von Eiern bei seinen Ameisenarbeiterinnen, und zwar bei mehreren Arten beobachtete[1]). Die Wärme wird Erhöhung und Beschleunigung des Stoffwechsels und dadurch auch Verstärkung des Appetites bewirkt haben. Uebrigens gelang der Versuch bei verschiedenen Arten in verschiedenem Grade, was erklärlich ist, wenn man bedenkt, dass die Ovarien auch in verschiedenem Grade verkümmert sind. Wenn sie, wie bei Tetramorium caespitum, gar keine Eiröhren mehr enthalten, dann kann auch die reichlichste Ernährung keine Eiproduction mehr herbeiführen.

Zusatz 12 (zu p. 35). In meinem Buche „Das Keimplasma", Jena 1892, habe ich bloss von doppelten oder mehrfachen Determinanten gesprochen als der idioplasmatischen Wurzel des Di- und Polymorphismus. Ich stellte mir die Entstehung eines solchen Dimorphismus derart vor, dass zuerst eine Verdoppelung der betreffenden Determinanten eines Ids einträte und dann ihr Variiren nach verschiedener Richtung. Ein nochmaliges Durchdenken der vorliegenden Thatsachen lässt mich heute die hier vertretene Modification für zutreffender halten. Der constitutionelle Dimorphismus einer Art — auch der sexuelle — erklärt sich leichter durch die Annahme, dass die homologen Determinanten in dem einen Id in anderer Weise abändern, als in dem anderen; so dass also z. B. das eine Id männliche, das andere weibliche Determinanten der Keimdrüse, der Geschlechtswege, der Flügelfärbung etc. ent-

---

[1]) E. Wasmann, S. J. „Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse". Biolog. Centralblatt, Bd. XI, Nr. 1. 1. Februar 1891.

hält. Ebenso denke ich mir jeden anderen Di- oder Polymorphismus durch verschiedenartiges Abändern der entsprechenden Determinanten der verschiedenen Ide entstanden. Nur der zeitliche Dimorphismus, insoweit er nur auf der directen Wirkung äusserer Einflüsse beruht, setzt keine Verschiedenheit der Ide des Keimplasmas voraus. Man vergleiche: „Das Keimplasma“ p. 495—497.

Diese Abänderung hat offenbar den Vorzug grösserer Einfachheit, insofern sie nicht der Hypothese einer dem verschiedenartigen Abändern der betreffenden Determinanten vorausgehenden Verdoppelung bedarf, einer Hypothese, die, wie ich früher schon sehr wohl empfunden hatte, nicht gut motivirt werden kann. Sie gestattet weiter eine ganz allmähliche Zunahme der Id-Differenzen bis zu vollständiger Verschiedenheit sämmtlicher Determinanten des Ids, so dass also dann zwei oder mehr wesentlich verschiedene Id-Arten das Keimplasma zusammensetzen, und schliesslich — wenn nöthig — selbst eine Trennung derselben in zwei Gruppen stattfinden kann, wie sie bei den Arten mit männlichen und weiblichen Eiern thatsächlich stattgefunden haben muss.

Es gewährt aber diese Auffassung auch einen tieferen Einblick in die Ursachen der Geschlechtsbestimmung. Sobald es besondere männliche und weibliche Ide gibt, so wird die Anzahl derselben unter Umständen entscheidend dafür sein, ob der sich entwickelnde Organismus weiblich oder männlich ausfällt. Denn wenn es auch für manche Fälle wahrscheinlich oder selbst gewiss ist, dass das Geschlecht durch äussere Einflüsse bestimmt wird, die das Ei treffen, so wird man sich das doch nicht als die einzige, ja wohl nicht einmal als die Hauptentscheidung in allen Fällen zu denken haben, sondern es sind das Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse. Gerade beim Menschen tritt es ja sehr augenfällig hervor, dass das Geschlecht auch anererbt sein kann in gewissem Sinne; ich meine, dass die Bestimmung des Geschlechts durch die Zusammensetzung des Keimes selbst gegeben wird. Wie viele Familien bringen vor-

wiegend männliche oder weibliche Kinder hervor, und das dürfte schwerlich in irgend welchen äusseren Einflüssen seinen Grund haben. Wenn wir aber das Keimplasma aus männlichen und weiblichen Iden zusammengesetzt denken, dann kann zwar das Zahlenverhältniss derselben gleich sein, also wie 1 : 1 sich verhalten, aber es werden auch Abweichungen davon vorkommen, die durch Reductionstheilung und Amphimixis noch einseitig verstärkt werden können, und die, wenn sie eine gewisse Höhe erreichen, dazu führen können, jedem Kind desselben Elternpaares oder doch den meisten das gleiche Geschlecht zu vindiciren. Ich hoffe, dies an einem anderen Ort näher ausführen zu können.

Diese Anschauung von mehr oder minder stark verschiedenen männlichen und weiblichen Iden, als idioplasmatischer Wurzel des sexuellen Dimorphismus, lässt sich ganz wohl auch mit der gelegentlichen Bestimmung des Geschlechtes durch äussere Einflüsse vereinigen. So gut als die Arbeiter-Ide der Biene durch minderwerthige Larvenernährung activ werden, während die Königinnen-Ide inactiv bleiben, lässt es sich als möglich denken, dass beim Frosch intensive Ernährung der Larven vorwiegend die weiblichen Ide activ werden lasse, schwache Ernährung aber vorwiegend die männlichen, oder dass bei der Biene irgend ein mit dem Act der Befruchtung zusammenhängender Factor das Activwerden der weiblichen Ide hervorrufe.

Zusatz 13 (zu p. 30). Es ist mir nicht unbekannt, dass die pathologische Anatomie Missbildungen kennt, welche in dem Ausfall eines Organs oder Körpertheils bestehen; solche Fälle bilden aber keine Widerlegung der auf p. 30 ausgesprochenen Ansicht von der phyletischen Natur des Rudimentärwerdens typischer Theile. Denn wenn z. B. das Gehirn bei menschlichen Embryonen ganz oder theilweise fehlt oder abnorm klein ist, oder sich Defecte am Herzen finden, oder grössere oder kleinere Abschnitte der Extremitäten fehlen, so sind diese sogenannten „Aplasieen“ und „Agenesieen“ doch niemals aus ungenügender Allgemein-Ernährung entstanden.

Sie beruhen — wie E. Ziegler in seinem Lehrbuch der pathologischen Anatomie ausführt (Band I, p. 369) entweder auf Vererbung abnormer Keimesanlagen oder auf primären pathologischen Keimesvariationen unbekannter Herkunft und Ursache, oder schliesslich auf äusseren Schädlichkeiten, wie z. B. Einschnürungen der embryonalen Gliedmassen durch die Nabelschnur oder die Eihäute u. s. w.

Zusatz 14 (zu p. 40). Bis vor Kurzem war es nur für die Bienen nachgewiesen, dass die weiblichen Larven durch verschiedenartige Ernährung zu Arbeiterinnen oder Königinnen bestimmt werden. Bei ihnen kennen wir, besonders durch die schönen Untersuchungen von v. Planta, sehr genau die Qualität und Quantität des Futters, welche die Larven verschiedener Art erhalten. Für die Ameisen fehlt der Beweis dafür, dagegen haben wir seit Kurzem gerade über diejenigen staatenbildenden Insecten, über welche noch die grösste Dunkelheit herrschte, die Termiten, sehr gute und gerade in Bezug auf diesen Punkt bestimmte Aufschlüsse erhalten. Grassi[1]) in Catania hat für die Termiten Siciliens nachgewiesen, dass auch bei ihnen wie bei den Bienen das Ei noch die Anlage zu jeder Art von Individuen in sich enthält. Ob die Entwicklung zum Männchen auch hier durch Ausbleiben der Befruchtung bestimmt wird, musste zwar offen gelassen werden, aber es wurde festgestellt, dass auch hier die Larven der fruchtbaren Weibchen weit mehr und weit nahrungsreicheres Futter erhalten, als die zu Arbeitern oder Soldaten bestimmten jungen Thiere. Auch können die Larven noch in späterer Zeit nach Willkür zu fruchtbaren Thieren oder zu unfruchtbaren Arbeiterinnen oder Soldaten erzogen werden, und es ist auch hier ein nahrungsreiches Secret der Thiere selbst, welches die Geschlechtsthiere hervorruft. Genau wie bei den Bienen erhalten alle jungen Larven drei Tage

---

[1]) Grassi e Sandias, „Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi". Catania 1893. Atti dell' Acad. Gioenia di Sc. nat. Vol. VI e VII.

lang dieses Secret als Nahrung, dann aber bekommen es nur noch die zu Geschlechtsthieren bestimmten Larven, die übrigen nicht, oder doch in geringerer Menge. Die Reizempfindlichkeit der Larve für die verschiedene Ernährung muss aber bei den Termiten noch feiner abgestuft sein, als bei den Bienen, denn aus Grassi's Versuchen geht hervor, dass auch der Unterschied von Arbeitern und Soldaten in der Willkür der fütternden Individuen liegt; nimmt man ihnen ihre Soldaten weg, so machen sie sich neue aus den vorhandenen Larven.

Zusatz 15 (zu p. 42). Herbert Spencer hat meinen Hinweis[1]) auf die Arbeiterinnen der socialen Insecten als eines Beispiels von Umwandlung einer Lebensform mit völligem Ausschluss jeder Vererbung erworbener Eigenschaften dadurch zu entkräften gesucht, dass er die Behauptung aufstellt, die Charaktere der Neutra seien schon zu einer Zeit entstanden, als alle Weibchen noch fortpflanzungsfähig waren. Ich will nun nicht bestreiten, dass vielleicht noch einzelne Eigenschaften der heutigen Arbeiter wirklich so alten Ursprunges sein können, wenn es auch schwer oder vielmehr unmöglich ist, darüber irgend welche Sicherheit zu gewinnen. Dass aber der grösste Theil der Arbeiter-Charaktere erst später, d. h. erst während und nach der Entstehung der Kasten, sich ausgebildet hat, scheint mir einem Zweifel nicht zu unterliegen. Herbert Spencer betrachtet die Unfruchtbarkeit als directe Folge minderwerthiger Ernährung der einzelnen Larve. Ich habe oben gezeigt, dass dem nicht so sein kann, aber nehmen wir einmal an, es sei so gewesen, wie wäre da der Instinct der heutigen Arbeiterin, als Imago viel weniger Nahrung zu sich zu nehmen, als die fruchtbaren Weibchen, entstanden? Doch nicht auch durch die schwächere Ernährung

[1]) Weismann, „Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an Herbert Spencer“, Jena 1893 und „The All-Sufficiency of Natural Selection, a reply to Herbert Spencer“, Contemp. Review, Sept. u. Oct. 1893.

zur Larvenzeit? Meine Hungerfliegen zeigten wenigstens keinen geringeren Appetit im Imago-Zustand, als ihre Schwestern, die als Larven reichlich gefüttert worden waren. Oder sollte dies auch aus weit zurückgelegener Zeit stammen und die damaligen Weibchen alle nur wenig Nahrung instinktgemäss zu sich genommen haben? Dann hätten sie sich aber auch nicht fortgepflanzt, wie denn die heutigen Arbeiterinnen die paar Eizellen, welche in ihren wenigen Eiröhren enthalten sind, für gewöhnlich nicht zur Reife bringen. Und dann die doppelte, ja selbst zuweilen dreifache Form der Arbeiterinnen bei manchen Ameisen und Termiten, auf die ich in meinem Aufsatz schon in diesem Sinn hingewiesen hatte. Aber ich kann es mir ersparen, noch weitere Widerlegungen der ganz unhaltbaren Behauptungen Spencer's vorzubringen, da Mr. Platt Ball dies in einem Aufsatz „Neuter Insects and Lamarckism" (Nat. Science Vol. IV, Febr. 1894) in schlagender Weise bereits gethan hat. Eine einzige der dort an Spencer gestellten Fragen zeigt schon die ganze Schwäche der Position des Lamarckismus: Wenn wirklich die Eigenthümlichkeiten der Arbeiterinnen nicht bei ihnen entstanden, sondern von den Vorfahren aus der vorsocialen Zeit ererbt wären, wie käme es, dass die Königin und die Drohnen sie in jeder Generation den Arbeiterinnen von Neuem überliefern können, während sie selbst dieselben doch längst verloren haben?

Schon vor meinem gegen Spencer gerichteten Aufsatz hatte Lloyd-Morgan in seinem gedankenreichen Buch „Animal Life and Intelligence" p. 213 darauf hingewiesen, dass die Soldaten gewisser Ameisen (Oedocoma cephalotes) mit ihren colossalen Köpfen und Mandibeln Umwandlungen vieler zusammen funktionirender Theile voraussetzen, welche am nicht vererbtem Gebrauch zugeschrieben werden können, da diese Soldaten steril sind. Nun würde zwar eine dialectische Vertheidigung der Vererbung erworbener Eigenschaften zu der letzten Ausflucht greifen können, diese Sterilität zu leugnen. Soldaten allerdings sind wohl noch nie fruchtbar gefunden worden, aber gewöhnliche Arbeiterinnen legen —

wie schon angeführt wurde — öfters Eier. Man könnte also sagen, dies sei nicht Ausnahme, sondern Regel; aus diesen unbefruchteten Arbeitereiern gingen die Männchen der Colonie hervor, und durch diese würden die durch Gebrauch und Nichtgebrauch gesetzten Veränderungen auf die folgende Generation von Weibchen vererbt.

Solche Einwände sind mir privatim auch thatsächlich schon gemacht worden. Darauf ist aber zu erwidern: Erstens passt der Einwurf nicht auf die Bienen, von denen wir sicher wissen, dass die Königin zahlreiche Drohneneier legt, und zweitens passt er nicht auf die Ameisen, weil wir unter ihnen eine Art mindestens kennen, bei welcher die Arbeiterinnen alle Eiröhren eingebüsst haben, also keine Eier mehr hervorbringen können. Dies könnte nicht eingetreten sein, wenn der Ameisenstaat so eingerichtet wäre, dass die Männchen von den Arbeiterinnen hervorgebracht werden müssten. Der graduell zunehmende Schwund der Eiröhren bei verschiedenen Arten deutet vielmehr darauf hin, dass die Arbeiterovarien keine Bedeutung mehr für die Erhaltung der Art haben.

Zusatz 16 (zu p. 35). Im Vorwort habe ich schon auf ein Argument Spencer's hingewiesen, auf welches ich im Text dieses Vortrags nicht speciell eingegangen sei, weil es mir mehr auf oberflächliche Leser berechnet zu sein schien, die sich nicht die Mühe nehmen, eine ihnen unbequeme Theorie durchzudenken. Da nun aber während des Druckes dieser Schrift ein hervorragender Forscher, Oscar Hertwig, die Argumentation Spencer's aufgenommen, als eine „treffliche Widerlegung" meiner Determinantenlehre hingestellt und in ganzer Länge wieder abgedruckt hat, so will ich dennoch näher auf sie eingehen.

Es handelt sich um die „bei manchen Arten von Ameisen vorkommenden Zwischenstufen zwischen den extremen Individuen, den fruchtbaren Weibchen und den unfruchtbaren Arbeitern". Spencer erklärt sie dadurch, dass „die Entziehung der Nahrung nicht bei allen Eiern" (doch wohl Larven!) „zur selben Zeit während

ihrer Entwickelung stattgefunden“ habe („it must happen that the stoppage of feeding will be indefinite“), und meint dann weiter: „Somit bieten die Zwischenformen für die Theorie der unmittelbaren Bewirkung nicht die geringste Schwierigkeit. Wie kann sich aber die Determinantenlehre mit ihnen abfinden?“

„Wenn Weismann consequent sein will,“ fährt Spencer fort, „muss er sagen, dass jede der Zwischenformen der Arbeiter ihre besondere Reihe von Determinanten haben muss, welche eine entsprechende Reihe von Modificationen der Organe verursacht; denn er kann nicht annehmen, dass, während vollkommene Weibchen und die extremen Arbeitertypen ihre verschiedenen Reihen von Determinanten haben, die Zwischenformen sie nicht haben. Daher werden wir zu dem sonderbaren Schluss genöthigt, dass zu den deutlich unterschiedenen Reihen von Determinanten noch, um die Zwischenformen hervorzurufen, manche andere weniger unterschiedene Reihen — ein Schock oder mehr Arten von Keimplasmen zu den vier Hauptarten — hinzukommen müssen. Ausserdem führt eine Ueberlegung zu dem noch viel merkwürdigeren Schluss, dass diese zahlreichen Arten von Keimplasmen, welche die zahlreichen Zwischenformen erzeugen, nicht nur unnöthig, sondern sogar schädlich sind, dass sie Formen erzeugen, die nicht gut angepasst sind für eine der Funktionen, die von den extremen Formen ausgeübt werden. Die Nutzanwendung ist, dass Naturzüchtung diese unvortheilhaften Formen geschaffen hat! Wenn aber Weismann, um diesem nothwendigen Selbstmord zu entrinnen, den Schluss annimmt, dass die Verschiedenheiten zwischen den zahlreichen Zwischenformen durch beschränkte Fütterung der Larven auf verschiedenen Stadien bedingt sind, dann ist er auch zur Annahme verpflichtet, dass die Verschiedenheiten zwischen den extremen Formen und zwischen diesen und den vollkommenen Weibchen in ähnlicher Weise verursacht sind. Thut er dies, was wird dann aus seiner Hypothese, dass die verschiedenen Kasten constitutionell verschieden und das Resultat der Wirkung natürlicher Zuchtwahl sind?“

O. Hertwig hat dieser Kritik von Spencer nur noch hinzuzusetzen, dass es sich hier um „den schon mehrfach betonten Fehler handelt, dass Weismann etwas, was als äussere Bedingung zum Entwickelungsprocess hinzutritt, in der Anlage selbst als einen ihrer Bestandtheile hinein verlegt, also den wichtigen Unterschied zwischen Anlage und Bedingung ganz übersehen hat".

Das ist freilich sehr schlimm! aber ich bekomme ja auch meine Strafarbeit dafür, indem ich diese Entgegnung schreiben muss, die für Jeden überflüssig ist, der an die Beurtheilung meiner theoretischen Vorstellungen, ich will nicht sagen mit Wohlwollen, aber doch mit einer gewissen Unparteilichkeit und nicht schon vornherein mit der Absicht herantritt, sie zu verurtheilen.

Auch für mich hat „die Natur in den polymorphen Thierstaaten gleichsam eine Reihe höchst wichtiger Experimente angestellt"; aus diesem Grund habe ich sie so in den Vordergrund der Betrachtung gerückt in Bezug auf die fundamentale Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Nur ist die Antwort, die ich aus diesen Experimenten herauslese, eine andere, als die O. Hertwig daraus zu entnehmen meint.

Wer die Vorrede zu meinem Buch „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung", Jena 1892, gelesen hat, weiss, dass ich nichts weniger als Unfehlbarkeit für diese Theorie in Anspruch nehme. Mag sie aber noch so voll von Irrthümern sein — dass sie nicht gänzlich werthlos für den Fortschritt der Wissenschaft ist, das scheint mir doch unter Anderem gerade durch solche Fälle bewiesen zu werden, wie der von der Entstehung von Zwischenformen zwischen den Kasten der Ameisen. Sie erklärt ihn auf einfache und völlig ungezwungene Weise, wenn man einmal die Voraussetzungen zugiebt.

Wie schon im Text dieses Vortrags kurz ausgeführt wurde (p. 34 und f.), muss ich annehmen, dass bei der Entstehung der Arbeiterinnen die weiblichen Ide des Keimplasma's zuerst in einigen, dann in immer zahlreicheren Determinanten anfingen abzuändern, bei dem einen Individuum rascher, bei dem anderen langsamer. Die Abänderungen waren zuerst

geringfügig, steigerten sich aber im Laufe zahlreicher Generationsfolgen und stellten sich durch Naturzüchtung geleitet nach und nach immer mehr zu einem festen Bestand eines abgeänderten Determinanten-Complexes fest, der zuletzt wohl sämmtliche Determinanten der betreffenden Ide umfasste. Zugleich wird durch denselben Regulator nach und nach eine immer grössere Gleichförmigkeit der Abänderung eingetreten sein, so dass schliesslich diese abgeänderten oder Arbeiter-Ide einander sehr ähnlich, wenn auch nie ganz gleich wurden. Dieser Zustand des Keimplasma's würde ungefähr dem Zustand entsprechen, in welchem sich heute eine Ameisenart befindet, bei welcher alle Arbeiter einander vollkommen ähnlich sehen, und Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen nicht mehr vorkommen. Aber wie enorme Zeiträume und Generationsfolgen müssen vergangen sein, ehe durch die langsame Wirkung der Ausmerzung des minder Passenden diese hohe Aehnlichkeit der Arbeiter-Ide und damit der Arbeiter selbst erzielt werden konnte! Und die ganze Uebergangszeit, vom Beginn der Umwandlung bis zu ihrem Höhepunkt, muss stets noch Keimmaterial zu verschiedenen Graden der Abweichung vom reinen Weibchentypus geboten haben, so dass Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und „Königinnen" zuerst äusserst häufig sein mussten, nach und nach aber immer seltener wurden, in dem Maasse, als die verschiedenen in einem Keimplasma zusammen liegenden Arbeiter-Ide mehr und mehr einander gleich wurden und ihre Verhältnisszahl zu den Königinnen-Iden mehr und mehr geregelt wurde, d. h. sich auf dieselbe Zahl in allen Keimplasmen einstellte.

Zwischenformen entstehen nach meinen Voraussetzungen bei diesem Process der Umbildung so lange, als die Zusammensetzung des Keimplasma's noch die Möglichkeit bietet, dass durch Reductionstheilung und Amphimixis zwei Elternkeimhälften zur Vereinigung kommen können, die eine frühere phyletische Stufe der Arbeiterbildung in der Mehrzahl ihrer Arbeiter-Ide enthalten. Denn im

Beginn des ganzen Entwickelungsprocesses gab es natürlich noch gar keine scharf ausgeprägten Arbeiter, sondern nur Zwischenstufen zwischen den heutigen Arbeitern und den Königinnen. Da nun aber der Voraussetzung nach nicht in allen Iden die Veränderungen gleich stark und gleich rasch erfolgten, vielmehr jedenfalls noch unzählige Generationen hindurch in jedem Keimplasma einzelne Ide minder stark umgewandelt waren, als andere, so muss es noch lange Zeit hindurch immer wieder vorgekommen sein, dass solche Ide durch Reductionstheilung und Amphimixis gelegentlich zu einer Majorität sich zusammenfanden und das betreffende Individuum zu einer Zwischenform stempelten — eigentlich einer Rückschlagsform, denn die Zwischenformen waren früher die Regel. Der ganze Fall gehört unter die Rückschlagserscheinungen und enthält, soweit ich sehe, nichts, was nicht aus meinen theoretischen Voraussetzungen ganz von selbst sich ergäbe. Das von Spencer ironisch postulirte „Schock weiterer Keimplasma-Arten" existirt — wenn auch in bescheidenerer Anzahl — wirklich und folgt ganz von selbst aus der theoretischen Basis, von welcher ich ausgehe. Gerade in der Annahme vieler Ide, deren jedes seinen bis zu gewissem Grade selbstständigen Entwickelungsgang einhält, liegt eine der Hauptstärken meiner Position. Gerade dadurch erklären sich die oft so überraschenden Erscheinungen des Rückschlags in einfacher Weise, und vor Allem auch die verschiedenen Mischungen der Charaktere beim Rückschlag, wie nachher noch gezeigt werden wird. Spencer hätte mir eigentlich keinen besseren Gefallen thun können, als diesen seinen wenig überlegten Einwand zu machen.

Ich muss aber jetzt, wo man mich einmal gezwungen hat, auf die Frage näher einzutreten, noch auf manches Andere hinweisen, was mit meinen Anschauungen harmonirt, mit denen meiner Gegner aber nicht. So sind z. B. nach den ausgedehnten Erfahrungen des scharfsichtigen Auguste Forel diese „Zwischenformen" keineswegs gleich häufig bei allen Arten, bei manchen sind sie überhaupt noch nicht gefunden

worden. Wenn man nicht annehmen will, dass bei den Ameisen sich etwas ereignet hätte, was sonst im ganzen Thierreich nicht vorkommt: eine genau parallele Entwickelung aller Arten, so folgt dies von meinem Standpunkt aus ganz von selbst. Die einen Arten sind eben in der Phylogenese weiter vorgeschritten, als die anderen. Spencer und O. Hertwig werden diese Thatsache durch die Annahme erklären müssen, dass die eine Art häufiger noch Fehler macht bei der Fütterung der Larven, als die andere, dass es bei der einen Art noch öfter vorkommt, dass eine Arbeiterlarve zu unrechter Zeit zu stark gefüttert wird und dadurch dann die für meine Theorie so verderbliche Zwischenform liefert. Ich hätte theoretisch nichts dagegen einzuwenden, insofern nach meiner Ansicht auch der Fütterungsinstinkt der Arbeiterinnen sich erst allmählich so festgestellt hat, wie wir ihn heute in höchster Vollkommenheit bei den Bienen ausgebildet sehen und bei den Ameisen wohl mit Recht voraussetzen. Aber ich muss mir doch die Frage erlauben, wie die Herren es sich erklären, dass eine solche allmählich gesteigerte Ausbildung des Fütterungsinstinktes von ihrem Standpunkt aus möglich war, da doch die Arbeiter sich nicht fortpflanzen? Sie hörten wahrscheinlich erst auf sich fortzupflanzen, als sie ihr Pensum in der Fütterungstechnik bereits vollkommen erlernt hatten; schade nur, dass durch diese Annahme dann wieder die Erklärung des verschiedenen Verhaltens verschiedener Arten in der Häufigkeit der Hervorbringung von Zwischenformen in Wegfall kommt! Entweder alle Arten haben aufgehört sich fortzupflanzen, nachdem sie die besagte Kunst bereits vollständig erlernt hatten — und dann kann es bei der einen Art nicht öfter Zwischenformen geben, als bei der andern, — oder sie haben sich in den Geheimnissen der Erziehung nachher noch vervollständigt, als sie schon steril geworden waren, und damit ist nicht abzusehen, wie dies habe geschehen können, ohne dass Selection des Keimplasma's der Geschlechtsthiere dabei im Spiele war.

Gerade dies aber wird von Spencer auf das Bestimmteste abgelehnt!

Dieselbe Argumentation passt aber auf alle Veränderungen, welche seit dem Sterilwerden der Arbeiter noch weiter eingetreten sind, vor Allem auf die in verschiedenem Grade bei verschiedenen Arten eingetretene Reduction der Eiröhren des Arbeiterovariums. Wir werden überall auf Selection zurückgewiesen.

Und was haben die Herren für eine Erklärung für die geringe Zahl der fruchtbaren Weibchen bei Ameisen, Bienen und Termiten? Offenbar gar keine, während die von mir gegebene kaum abgelehnt werden kann. Obgleich aber Spencer sich sonst Naturzüchtung als ein Hinterpförtchen offen hält, durch welches er hinausschlüpft, wenn seine sonstigen Hilfsmittel ihn im Stiche lassen, so vermag er doch in diesem Fall dieses Pförtchen nicht zu benutzen. Denn er würde die Richtigkeit der von mir vertheidigten These anerkennen, dass die Umwandlungen der Weibchen zu Arbeiterinnen auf Selection beruhen, was ja gerade der Cardinalpunkt ist, um den der ganze Kampf sich dreht. Nach meiner Auffassung verringerte sich die Zahl der einen Staat begründenden Königinnen im Laufe der Phylogenese aus dem Grunde mehr und mehr, weil dadurch die Arbeiterinnen des Stocks mehr und mehr ähnlich werden müssen, bis sie schliesslich bei den Bienen alle so ähnlich sind, als eben Kinder eines Elternpaares zu sein pflegen. Es liegt auf der Hand, dass hierdurch der Process der Naturzüchtung durch Auslese der besten Stöcke ganz ungemein gefördert wird, denn nun wird wirklich die Güte des Stockes mit der Güte des einen Elternpaares (in Bezug auf die Production bester Arbeiterinnen) zusammenfallen, wie ich dies bereits in einer früheren Arbeit[1]) und wieder im Texte dieses

[1]) „Die Allmacht der Naturzüchtung", eine Erwiderung an Herbert Spencer, Jena 1893.

Vortrags ausgeführt habe. Der Process besteht einfach darin, dass gut veranlagte Eltern, d. h. Eltern, deren Keimplasma beste Arbeiter-Ide enthielt, dann am meisten Aussicht hatten, ihren Stock zu erhalten und in ihren Nachkommen zu überleben, wenn sie die einzigen Eltern des Stockes waren. Sobald noch viele andere Elternpaare demselben Stock den Ursprung gaben, konnten sich darunter auch solche befinden, deren Keimplasma minder gute Arbeiter-Ide enthielt, die also minder gute Arbeiterinnen hervorbrachten. Ein Stock aber, in dem gute und schlechte Arbeiterinnen gemischt enthalten sind, ist keine reine Selectionseinheit, wie dies Wolff seiner Zeit schon ganz richtig erkannt hatte, wenn er auch das Mittel nicht sah, durch welches Natur hier dem Besseren zum Sieg verhilft: die Reduction der Elternzahl des Stockes.

Allerdings ist nicht bei allen staatenbildenden Insecten nur eine Königin Begründerin des Staates, und dies kann in verschiedener Weise gedeutet werden. Es könnte eine Vorstufe der noch nicht erreichten höchsten Vollkommenheit der Einrichtung sein, es könnte aber auch ganz wohl in anderen, für uns noch nicht erkennbaren Nebenbeziehungen seinen Grund haben, z. B. in einer nicht hinreichend grossen Fruchtbarkeit der Königinnen. Weitere Untersuchungen werden darüber wohl Aufschluss geben, und es wäre wohl angebracht, wenn unsere feinen Ameisenkenner jetzt gerade dieser Frage von der Zahl der eine Kolonie begründenden Königinnen mit Hinblick auf die übrigen Verhältnisse der betreffenden Arten noch fernerhin ihre scharfe Beobachtungsgabe zuwenden wollten. Einiges ist ja darüber in neuester Zeit bekannt geworden, aber es müsste noch Vieles hinzugefügt werden, ehe man sicher urtheilen könnte.

Ich habe mich bisher auf den Standpunkt meiner Gegner gestellt und einfach nur von „Zwischenformen“ zwischen Arbeiterinnen und Königinnen gesprochen, so wie diese es thun, gestützt vermuthlich auf die Bemerkung irgend eines referirenden Aufsatzes über Ameisen. Ich schreite jetzt dazu,

diese sogenannten „Zwischenformen“ einer etwas ernsteren Prüfung zu unterziehen. Hätten meine Gegner die genauen Angaben der Specialisten über die Beschaffenheit dieser merkwürdigen Formen zu Rathe gezogen, so würden sie vermuthlich Anstand genommen haben, mit ihrer „Erklärung“ hervorzutreten.

Forel, dem wir darüber zahlreiche, sehr genaue und ins Einzelne gehende Angaben verdanken[1]), unterscheidet scharf zwischen einfach „fruchtbaren Arbeiterinnen“ und diesen „Zwischenformen“. Vor seinem grossen Werk über die schweizerischen Ameisen waren überhaupt nur zwei Fälle von letzteren beschrieben worden: einer von Eméry an Leptanilla Revelierii und ein zweiter von Peter Huber an Polyergus rufescens beobachtete. Forel hat ihrer viele gesehen und bringt dieselben in zwei Kategorien. Die erste wird von Thieren gebildet, die in ihrer äusseren Erscheinung nur wenig von Arbeiterinnen abweichen, die aber keine verkümmerten, d. h. aus nur wenigen Eiröhren bestehenden Ovarien besitzen, wie diese, sondern zahlreiche Eiröhren, ganz wie bei der Königin. In Folge dessen ist auch ihr Hinterleib dicker und ihre Statur etwas untersetzter (plus trapue), als bei der Arbeiterin. Diese Kategorie von „Zwischenform“ ist selten und von Forel nur bei Polyergus rufescens öfters gefunden worden. Ausserdem beobachtete er sie vereinzelt bei Formica rufibarbis und ein Mal bei Myrmica rubida. In ihren Gewohnheiten verhalten sie sich insoweit wie ächte Weibchen, als sie die Expeditionen der Arbeiterinnen nicht mitmachen.

Wie sollen nun diese Formen in der Theorie der directen Bewirkung Erklärung finden? Die Eierstöcke voll ausgebildet, der Körper aber nach Art der Arbeiterin verändert! Wenn minderwerthige Fütterung genügt, um das Ovarium zur Verkümmerung zu bringen und den Arbeitertypus des Körpers

[1]) Auguste Forel, „Fourmis de la Suisse“, Bâle, Genève, Lyon, 1874, p. 137 u. f.

hervorzurufen, d. h. Schwund der Flügel, Umänderung des Thorax, Vergrösserung des Gehirns u. s. w., welche intermediäre Fütterungsmethode hat diese Zwischenformen hervorgerufen? Wie konnte der Körper der einer Arbeiterin werden, während doch die volle Entwickelung der Ovarien beweist, dass die Fütterung eine königliche war? Aber vielleicht war die Nahrung zuerst kärglich und wurde erst in späteren Stadien eine reichliche, und vielleicht wird das Aeussere der Arbeiterin früher schon bestimmt, als das Innere, oder vielleicht doch als das Ovarium? Ich kann darüber nicht entscheiden, aber unwahrscheinlich erscheint es mir schon deshalb, weil in diesem Fall solche Arbeiterinnen mit königlichem Eierstock häufig vorkommen müssten, da Unregelmässigkeiten in der Fütterung nicht selten sein können. Sie kommen aber sehr selten vor, und wenn sonst Arbeiterinnen fruchtbar werden bei reichlicher Ernährung, so haben sie dennoch nicht den Eierstock der Königin, sondern den nur aus 2 oder 3 Eiröhren bestehenden rudimentären Eierstock der Arbeiterin.

Von meinem Standpunkte aus erklärt sich die Sache ganz einfach. Bei den betreffenden Arten kommen noch einzelne Ide vor, die die Umwandlung zur Arbeiterin noch nicht ganz durchgemacht haben, bei welchen z. B. wohl die Determinanten der Körperform, besonders des Thorax, dem Arbeitertypus entsprechen, nicht aber die der Ovarien. Wenn es nun vorkommt, dass einmal durch Reductionstheilung und Amphimixis ein Ei eine Mehrzahl solcher Ide zugetheilt bekommt, so wird diese Art von Zwischenform entstehen.

Die zweite Kategorie von „Zwischenformen“ ist häufiger, als die erste und wurde von Forel bei mehreren Arten gefunden, bei Formica rufa, sanguinea und rufibarbis, Tapinoma nigerrimum und Myrmica laevinodis. Diese Zwischenformen haben das rudimentäre, nur aus 1—3 Eiröhren bestehende Ovarium der Arbeiterin, sind auch nicht grösser als diese, aber ihr Thorax nähert sich in seinem Bau bedeutend dem der Königinnen; er ist gross und bucklig und zeigt die

Ansatzstücke der Flügel, und auch der Kopf ist klein und ähnelt dem der Königin.

Wie wäre das durch unrichtige Fütterung der Larven nach den Ansichten Spencer's und O. Hertwig's zu erklären? Da dieselben nicht grösser als Arbeiterinnen sind, wie Forel ausdrücklich betont, so können sie auch nicht mehr Futter erhalten haben, als diese; wie konnte nun trotzdem der Thorax und Kopf königlichen Bau bekommen? Das zu sagen muss ich den Herren selbst überlassen. Meine Erklärung ist wieder dieselbe, die ich oben schon gegeben habe: es sind Ide zur Majorität gelangt, in welchen die Determinanten der Ovarien, des Abdomen u. s. w. dem Arbeitertypus angehörten, diejenigen des Kopfes und des Thorax noch nicht stark abwichen von denen der Königinnen.

In den Angaben Forel's ist aber noch ein weiteres Moment enthalten, welches klar erkennen lässt, dass solche Zwischenformen auf einer eigenthümlichen Beschaffenheit des Keimes beruhen müssen und nicht auf irgend welchen Versehen in der Larvenfütterung, ja überhaupt nicht in irgend welchen äusseren Umständen. Forel fand in einem Ameisenhaufen von Formica rufa auf dem Ütliberg bei Zürich am 1. August 1869 eine grosse Menge dieser eben besprochenen Zwischenformen der zweiten Kategorie. Sie betrugen nach seiner Schätzung etwa ein Fünftel der ganzen Bevölkerung des Stockes. Viele davon waren sehr klein, nicht über 5 mm lang, und auch die grösseren erreichten nicht die gewöhnliche Grösse der Arbeiterinnen dieser Art. Er nahm einen Theil dieses Nestes mit nach Hause und beobachtete ihn lange Zeit. Diese Zwischenformen waren stets sehr faul und schlaff, arbeiteten niemals und halfen weder am Bau des Nestes, noch bei der Fütterung der Larven und der Versorgung der Puppen. Sie erwiesen sich als „peu intelligents", wie schon ihr kleiner Kopf erwarten liess.

Wir haben in dieser sehr interessanten Beobachtung zunächst den Beweis dafür, dass mindestens diese Art von Zwischenformen für den Stock, der sie hervorbringt, von keinem

Vortheil, vielmehr als unnütze Verzehrer von Nachtheil sind. Soweit hat Spencer und mit ihm O. Hertwig richtig gerathen, wenn er die Zwischenformen schädlich nennt. Wenn er aber darauf hin mich ad absurdum zu führen denkt, so irrt er. Wohl beziehe ich die phyletische Entstehung der Arbeiter auf Naturzüchtung, daraus folgt aber nicht, dass auch die der unnützen Zwischenformen auf Naturzüchtung beruht, so wenig als das Vorkommen bunt gemischter Zwitterformen bei Bienen und Ameisen als eine Wirkung der Naturzüchtung betrachtet werden kann, wenn man die Entstehung des Geschlechtes von Naturzüchtung herleitet. Es ist eben einfach Folge der ungewöhnlichen Mischung activ werdender Keimesanlagen, deren Grund wir nicht kennen. Naturzüchtung hat keinen Antheil an ihrem Auftreten, wird vielmehr hier sowohl, wie bei den Zwischenformen der Ameisen auf Beseitigung derselben hinwirken müssen; denn sowohl solche Zwitter-, als solche Zwischenformen sind ein Nachtheil für den Stock im Kampf ums Dasein.

Ich kann auch meinen Gegnern nicht verschweigen, dass Forel das eben erwähnte Nest von Formica rufa vom Ütliberg im folgenden Jahr wieder untersuchte und merkwürdigerweise wieder eine Menge solcher Zwischenformen darin fand, die frisch ausgeschlüpft waren! Er schliesst daraus, dass dieser Stock sich durch Weibchen fortpflanzte, die in ihm selbst entsprungen waren. Soviel ist jedenfalls sicher, dass auch in diesem folgenden Jahre Eier in diesem Stocke gelegt worden waren, welche diesen Zwischenformen den Ursprung gegeben hatten. Dass aber diese Thatsache keine andere Erklärung zulässt, als dass die Weibchen, welche in beiden Jahren diese Eier gelegt hatten, ihnen ein Keimplasma mitgegeben hatten, dessen Beschaffenheit — wie immer man sie sich auch im Einzelnen ausdenken mag — die Ursache der sonderbaren Mischung ihres Körpers war, wird schwerlich bezweifelt werden können. Jedenfalls wäre es unterhaltend, wenn die Herren Herbert Spencer und Oscar Hertwig sich dem Versuch widmen wollten, diese Mischung der

Charaktere durch Fehler in der Fütterung der Larven zu erklären. Es wird interessant sein, Aufschluss darüber zu erhalten, wieso die minderwerthige Fütterung, die hier offenbar stattgefunden hat, wie die abnorme Kleinheit und die rudimentären Ovarien der Zwischenformen beweisen, zugleich doch den Kopf und Thorax einer Königin hervorrufen konnte. Noch interessanter aber wird es sein, zu erfahren, wie die falsche Methode der Fütterung sich über ein Fünftel sämmtlicher Arbeiterinnen eines Stockes erstrecken konnte und in zwei aufeinander folgenden Jahren. Man hat noch niemals bemerkt, dass es Ameisen an Futter für ihre Larven gebrochen hätte; sie fressen so Vielerlei, dass sie selten in Mangel gerathen. Auch meldet Forel Nichts davon, dass die übrigen Kolonien von Formica rufa auf dem Ütliberg ebenfalls diese Zwischenformen enthalten hätten, er spricht vielmehr ausdrücklich nur von einem bestimmten der jedenfalls zahlreich dort vorhanden Nester. Es muss also wohl eine förmliche Epidemie der falschen Brutpflege unter diesem Stock ausgebrochen sein!

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

